

古生态学参考資料

P. Φ. 盖格尔 編

科学出版社



古生态学参考資料

P.Φ. 盖格尔編

楊式溥譯



科学出版社

1959

1479436

中科院植物所图书馆



S0004071

內容簡介

本书为苏联科学院古生物学研究所盖格尔教授在中国科学院古生物学研究所讲授古生态学的主要材料，这些材料系择自苏联有关古生态学的论文25篇，其主要内容不但涉及各不同地质年代内的各种生物门类，同时贯穿在各篇中的一个中心论题是用古生态学方法阐明生物和环境之间的相互关系，也是同盖格尔教授所著“古生态学指南”和“古生态学研究方法”（已在我国出版）相互配合的具体研究实例。本书可作为古生物学和古生态学研究的参考，而对古地理学和生物地层学的研究者也有参考价值。

古生态学参考资料

P. Ф. 盖格尔 编

楊式溥 譯

*

科学出版社出版 (北京朝阳门大街117号)

北京市書刊出版业营业許可証出字第061号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

*

1959年9月第一版

書號：1830 字數：149,000

1959年9月第一次印刷

开本：850×1168 1/32

(京)0001-2,000

印張：5 7/8 插頁：1

定价：0.98元

序　　言

本文集包括选自苏联作者二十五篇有关古生态学問題的譯文。文章的內容范围很广，其中有些文章研究个别門类化石的古生态学，另外一些研究同一地質时期全部門类化石羣的古生态学，一些是指明古生态学研究方法及其对于各种生物問題和地質問題的关系，也有一些仅涉及有关海洋无脊椎动物的某些类别，是生态方面的具体資料，最后还包括关于古海洋和現代海洋的造礁問題。

所有这些論文，除去第一篇和最末一篇以外都是按照地質时代的順序排列的。

本文集第一篇以 H. H. 雅可甫列夫的論文开始，簡要闡明作者对四射珊瑚形态发生的許多研究成果。这篇文章系摘自 H. H. 雅可甫列夫論文集“生物与环境”（中譯本已由科学出版社于 1958 年 4 月出版）。其次两篇的內容系研究泥盆紀后期俄罗斯地台区和烏拉尔地槽区海洋微古生物（介形虫与放射虫），以壳的功能分析为基础，研究它們对岩相的适应关系。为苏联古生物学家对古生代微体化石在这方面最早的研究。和上述两篇相关联的是 B. B. 納里夫金有关同一时代、同一地区瓣鳃类营假的漂游生活方式的研究。

T. H. 别尔斯卡雅的文章虽然也是研究泥盆紀后期无脊椎动物羣对岩相的适应关系，但与上述各篇不同的是分析該时期生活的全部动物羣在不同条件下和时间进展下的适应情况。这是在西伯利亚地区所进行的全化石羣古生态学分析的第一篇文章。

其次两篇的作者—— M. A. 鮑尔霍維金諾娃和 T. Г. 沙里契娃从事石炭紀的腕足动物研究。所选的內容是某些石炭紀早期长身貝类的功能分析和生态問題。接下去是 E. A. 伊万諾娃的三篇文章，內容为研究俄罗斯地台中上石炭紀的全动物羣分析。

其中有趣的是不仅介绍一些古生态-岩石学集体的全面分析，并且说明该时代莫斯科盆地发展的历史。作者指出生存条件变化的原因和盆地内生物形态成因特性之间的关系。以各种不同门类无脊椎动物在演化上不同速度的发展，解释了在资料不充分的情况下对比地层常常发生错误的原因。

C. B. 玛柯西莫娃和 A. I. 奥茜波娃二迭纪早期化石和沉积分析的一篇论文也是由古生态学家和岩石学家共同合作完成的。内容介绍了另外一个地区——乌拉尔山前拗陷区游泳的生物（菊石）和底栖的生物在同一条件下特殊的反应。

属于中生代的论文共有两篇：B. A. 顾斯托米索夫的文章介绍了俄罗斯地台侏罗纪后期箭石的形态分析和生态区的划分。P. Ф. 盖格尔的一篇简要地介绍了分布在哈萨克斯坦南部卡拉套地区侏罗纪湖相地层所包含的全生物群分析。并将原著作内所包括的全部古生物、地质岩石实际资料分析和建筑在这种基础上的结论图表插在这里可以说明古生态学研究全面分析的举例。

包括在本文集内有以下五篇介绍新生代的文章，都是研究蓬蒂-里海区软体动物的生态和演化问题。P. Л. 米尔克林的一篇介绍了研究中新世瓣鳃动物生态分析所采用的方法。作者利用现实主义的对比，正确地确定了生物群的生活条件。选自 B. П. 考列兹尼柯夫著作中的同生示意图，是研究撒尔马特期（更新世）海洋瓣鳃动物在系统演化上，在发展和生活环境改变的关系上一般规律所表示的方法。Л. III. 达维达士维里的一篇也是介绍某些瓣鳃动物在演化发展上的一般规律。K. M. 苏尔丹诺夫和 E. M. 日根金两篇文章介绍了其他种类的瓣鳃动物和环境的关系。

介绍造礁问题的几篇文章，以 A. I. 拉维考维奇的现代珊瑚礁研究开始，其次引用了同一作者的“生物礁”一书的部分结束语（中译文已由科学出版社于 1957 年 8 月出版），其中介绍了造礁作用和当时占优势的大地构造条件的关系。在古生物学家 И. Т. 苏拉列娃和岩石学家 K. K. 提尔诺夫合著的论文中介绍了一系列西伯利亚下寒武纪古杯类和藻类造成的生物初期礁体（биогерм）成

长和发育的环境。Т. Н. 别尔斯卡雅和 В. А. 伊娃尼亞的一篇說明泥盆紀后期古生态礁体分析对构造复杂的地区地层层位确定的方法。属于造礁問題一类的最后两篇——В. П. 考列斯尼科夫和 И. К. 珂洛留柯的文章，系研究苏联欧洲部分南方第三紀后期造礁生物的生存条件。

最后一篇系 Р. Ф. 盖格尔綜合性的論文內容是介紹直到目前很少被古生物学家注意的問題——化石埋藏学。并指出埋藏学的研究必須在生态学的研究基础上进行，才能解决。

本文集上述材料是我在 1957 年 12 月在中国科学院古生物学研究所講述古生态学过程中編选的。由我的助手楊式溥和其他同志譯成中文。編选的目的是在講演过程中为了配合古生态学教学，使听講的同志便于参考和更广泛地了解苏联在古生态学方面的研究情况。因此对原文在篇幅上作了縮簡，同时为了使讀者易于明确，在个别句子上作了一些修改。我認為推荐此选集，可供对我下列两本小册子“古生物学指南”和“古生态学指南”（已經譯成中文）有兴趣的同志参考。

Р. Ф. 盖 格 尔



說 明

1. 苏联古生态学家 P. Φ. 盖格尔教授在中国讲授古生态学时，讲授内容分成两个部分：(1) 古生态学的研究方法；(2) 苏联现代古生态学研究的具体实例。前者具体表现在 P. Φ. 盖格尔教授所著“古生态学概论”一书内，后者就是现在所译出的二十五篇不同著者的“古生态学参考资料”。

2. 所以叫作参考资料是因为对“古生态学概论”一书而言，本书是作为方法的实际例子以供参考的。

3. 二十五篇参考资料是由 P. Φ. 盖格尔教授选自苏联古生态学不同作者的文章，并经过盖格尔教授在内容上加以精简。其文章排列也是按照在中国科学院古生物研究所教授讲课的顺序，即：第一部分计十八篇，按地质时代包括苏联不同时代，不同地区进行古生态学研究的实例；第二部分计七篇论文内容上是过去古生物学很少注意的，但却是古生态学研究十分重要的生物礁的研究和化石埋藏学的研究。

4. 所有的文章尽管著者不同，时代不同，地区不同，研究的古生物类别不同，但总的方向是一样，所有文章都是致力阐明古生态——生物和周围无机界的关系，更正确的说这些资料表现了目前苏联研究古生态学的总的方向——用古生态学的资料阐明古代盆地的沉积环境。

5. 由于时间的短促和译者的水平所限，错误和不妥当的地方希望大家多提意见，以备将来再版时修改。

6. 译的过程由古生物研究所俞昌民及梁希洛同志协助参加，并在不少篇内容上初步经古生物研究所有关门类的某些专家给予帮助和指正。

譯 者



目 录

論形态发生的因素 Н. Н. 雅可甫列夫(1)
泥盆紀中央区和伏尔加中流泥盆紀的介形虫 Е. Н. 波連諾娃(14)
伏尔加-烏拉尔区和泥盆紀中央区有孔虫和放射虫的研究
历史、地层分布、古生态特点和古地理分布特性 Е. В. 彼考娃(19)
多瑪尼克漂游类型的瓣鳃动物 Б. В. 納里夫金(25)
庫茲涅茨盆地泥盆紀后期海洋的生活环境 Т. Н. 别尔斯卡雅(28)
莫斯科盆地地图拉层大长身貝的生态、古地理和地层意义 М. А. 鮑尔霍維金諾娃(37)
莫斯科近郊石炭紀长身貝类的形态、生态和演化 Т. Г. 沙里契娃(40)
根据化石詳細对比海相地层 Е. А. 伊万諾娃(44)
莫斯科盆地中上石炭紀生物地层学概要 Е. А. 伊万諾娃(51)
論生物界演化阶段同地壳演变过程的联系問題 Е. А. 伊万諾娃(61)
烏拉尔上古生代碎屑岩系的古生态学研究的經驗 С. В. 瑪柯西莫娃和 А. И. 奥茜波娃(67)
俄罗斯地台侏罗紀上部箭石 В. А. 顧斯托米索夫(78)
卡拉套侏罗紀动植物化石产地 Р. Ф. 盖格尔(84)
刻赤半島上部塔尔汉(*Spirialis*)泥頁岩軟体动物的古生态
観識 Р. Л. 米尔克林(86)
同生示意图...据 В. П. 考列斯尼柯夫, 經 Р. Ф. 盖格尔重組(90)
在演化系統关系上个体大小变化規律的研究 Л. Ш. 达維达士維里(96)

阿塞拜疆东部中新世上部地层和化石… K. M. 苏尔丹諾夫(99)
 格鲁吉亚康克組軟体动物化石的发展……… E. M. 日根金(104)
 現代的和化石的生物礁……… A. I. 拉維考維奇(106)
 現代珊瑚礁的形态和生态(以澳大利亚大礁堤为例)………
 A. I. 拉維考維奇(111)
 勒拿河杂色岩系的生物小礁体………
 И. Т. 茹拉列娃和 K. K. 捷尔諾夫(113)
 托姆河上的上泥盆紀珊瑚——层孔虫礁………
 T. H. 别尔斯卡雅和 B. A. 伊娃尼亞(121)
 喀赤-塔曼半島的中新世苔蘚虫礁灰岩 ……
 В. П. 考列斯尼科夫(127)
 波多尔托尔屯礁体的生成和环境……… И. К. 考洛留柯(132)
 化石遺跡学 (Палеоихнология) 問題和环虫动物的地質
 意义……… Р. Ф. 盖格尔(142)

輔助參考資料

在米丘林學說启示下論下石炭紀珊瑚 *Lonsdaleia* 和 *Lithostrotion*
的形态发生 T. A. 多勃罗柳波娃(148)
上古生代碎屑岩系的古生态学研究的經驗
..... C. B. 瑪柯西莫娃和 A. I. 奥茜波娃(167)

論形态發生的因素*

H. H. 雅可甫列夫

研究低等多細胞動物——腔腸動物，有可能解決關於形態生成的因素。由於它們的構造極其簡單，鑑定構造時也比較簡單，比起組織較高等的動物如蠕蟲、軟體類、脊椎動物等，這樣做是沒有可能的。可以把淡水水螅認為是腔腸動物的簡單類型。這個小動物的軟體，大家都知道是以其底部固着在水底或附着在物体上的皮囊，而其口部指着相反的方向。

現代海生水螅的親緣海葵，由於它的個體巨大，組織複雜化。它在體囊內發育著放射排列的隔膜，這些隔膜由筒狀體壁向中心延伸，但經常不能達到中心。壁膜使軟體更形固定，使它不致於崩落。組織複雜化的另一階段是形成和體壁及隔膜相適應的硬灰質骨骼構造。這種具有骨骼的腔腸動物稱為珊瑚蟲，它們的骨骼保存為化石稱為珊瑚體。

水螅及海葵依靠其軟體體壁的肌肉作用具有僅僅微弱的、局部移動的能力。珊瑚經常固定於海底或其它物体上，缺乏移動的能力。水螅的親緣水母乃是由水螅所派生，它們的身体為具有口部朝下的鉢形，因此水母很自然地同水螅相反，可以支持在海水表面，同時依靠體壁的收縮而游泳。但是水母的游泳能力並不特別好，它不可能溯流逆浪，而是經常受海流及波浪的影響。

不論水螅或水母，它們的特徵在於具有放射對稱的構造，這種構造微具移動的能力，或甚至於是由於固着而完全失去移動能力。同腔腸動物相類似的，有棘皮動物，如海百合和海星也具有放射性對稱。適應於迅速移動的生物具有兩側對稱（例如蠕蟲、節肢動物）。

* 原文發表于苏联 природа (“自然”) 9期，1946。

和脊椎动物)。

腔腸動物看起來是簡單和清楚的組織，但對於解釋古生代兩側對稱的四射珊瑚(Rugosa)原來是完全不能采用的。關於這方面的意見，正象德國名古生物學家葉蓋爾(Jaekel)所述：四射珊瑚的組織構造在“嘲笑”著對它作合理解釋的企圖。

下面將看到，我們可能得出這個合理的解釋，同時也可能闡明下列一些問題：在發生四射珊瑚兩側對稱特性時，哪些因素起了作用，又當它們形態組成時，哪些因素一般地作用於低等多細胞動物。

四射珊瑚的兩側對稱表現於珊瑚外部形態上，也表現於它的內部構造上。

四射珊瑚外部形態上的兩側對稱

奧地利名古生物學家奈馬爾(Neumayr, 1889)難道不是第一位強調過四射珊瑚在外部形態上的兩側對稱嗎？他曾經指出，應當把四射珊瑚體認作錐體，也是角狀彎曲的錐體。但是奈馬爾對彎曲性並沒有給予解釋。

抓住有關彎曲的情況，我由此得出如下面將看到的某些關於珊瑚體內部發生兩側對稱的結論(雅可甫列夫，1904)；而在1910年我定出四射珊瑚體以側部固着的事實(圖1, 2)，即珊瑚體以側部固着而不是像中生代、新生代多射珊瑚的六射珊瑚那樣用基部固着，而這種基部固着曾經被錯誤地拿來解釋四射珊瑚。對我來說很清楚的是側部生長曾經是錐狀珊瑚體角錐形彎曲的原因。珊瑚體以側部固着來避免致命的游泥進入珊瑚口內就不得不經口部移開固着基地，在此情形下沿平面彎曲，而以凸出的一面朝向固着基地。四射珊瑚的這種側部固着區別於以軸心固着的六射珊瑚。在軸心固着的情形下，固着的痕跡切過全部錐體頂點的圓切面上，錐體軸線穿過痕跡的中心。在側部固着的情形下，錐體的頂點並不被切過，錐頂也並不因固着而鈍化，軸心線也並不穿過痕跡中心。四射珊瑚的固着痕跡僅僅接觸到珊瑚體側面的隔壁，而六射珊瑚

的痕迹却常涉及到全部珊瑚切面的所有隔壁。

当然，数学式规则的锥形珊瑚体可能并不是在大多数情况下被遇到的，弯曲性并不总是规则的，即几何轴不是总弯向一方，但

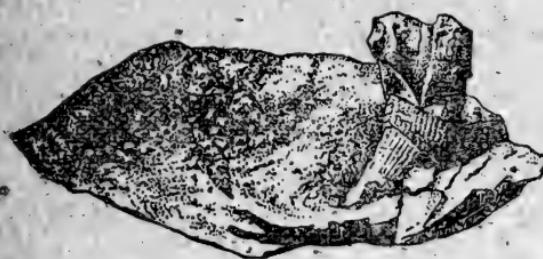


图1 二迭纪珊瑚 *Petraia Permiana* Netch, 以其侧部固着于
Strophalosia 背壳上(1:1)



图2 顿巴斯盆地石炭纪 (*Oavinia verneuili* Stuck) 珊瑚体，右
● 下角，靠近锥顶向凹面突起的一个脚跟状突起是供固着之用
(1:1)

是正象实用机械学一样，在实践理论计算我们的设计上需要不小的修正；但尽管如此，理论还可作为考虑的出发点。

当研究保存好的 33 个由同一地点采集的泥盆纪珊瑚 *Cyathophyllum cerasites* 时，这些珊瑚在外形上由于固着生长的关系具有极大的变化性。这些珊瑚证明了固着痕迹绝大多数经常是位于珊瑚体凸起的一面，几乎大多是在侧部表面，同时常常靠近凸面，极少的情况下是靠近凹方的侧表面，并且从来没有位于内凹面上。在其他的珊瑚中很稀少地见到固着痕迹位于内凹的一面上，例如当珊瑚体固着于群体珊瑚的枝上，就要绕过它，由此可以继续以口部向上而生长。由于群体珊瑚的枝已经高出海底，固着在它上面的单体珊瑚就能够稍为向下弯曲，也不会遭受淤泥的威胁。因此，盛德福 (Schindewolf, 1930) 曾作出不正确的结论，认为固着同样地可以发生在任何方面。曾经看到四射珊瑚弯曲的锥体不是固着痕迹；可能这种现象是次生的，发生于珊瑚在松软的海底上失去了固着能力，但却保存了防止沉入淤泥中的弯曲性。

弯曲的现象是珊瑚壁在一个方面占优势生长的结果。四射珊瑚体从侧向于一方面占优势的墙壁增长，也在盘状珊瑚体（如 *Paleocyclus*, *Microcyclus*）的特点上表现出来。这种平盘状的特点正象在六射珊瑚中 *Deltocyathus* 和 *Stephanophyllia* 各属一样，同时成为在松软海底上支持珊瑚体不致沉入淤泥内的先决条件，但是我在 1910 年曾经指出，在六射和四射盘状珊瑚体之间有着差别。六射珊瑚体的底部表面上盖有同心状的生长线（图 3-1），四射珊瑚虽然也是同样的圆盘状，然而珊瑚体生长起点并不在它的中心而是偏心位置（图 3-2）。换言之，六射珊瑚在任何两条生长线之间的距离到处是一样的，而四射珊瑚一个半径的距离大于另一个半径，也就是说珊瑚体向一方生长的多。这一现象在较早未被注意（盘状珊瑚 *Paleocyclus*, *Microcyclus* 等属的生长点不正确地被画成位于中心）。这就表明了盘状四射珊瑚得到的这种形状是次生的。它们祖先的原始形态是弯曲的锥状。虽然盘状珊瑚因为位于松软的海底上这种外形退化了，但保存了祖先的倾向一面生

长的先天性，这对于它们已經毫无意义了。因此也觀察到盤狀四射珊瑚盤形底部保存兩側對稱性。

兩側對稱保存並出現在自由仰臥于海底的四射珊瑚，其中例如 *Calceola sandalina* (拖鞋珊瑚的一種)，它的形狀是彎曲的半錐體或者如亞洲式的拖鞋，因而珊瑚以扁平的側面躺在海底上。有時這種扁平僅僅是在側方的中部，例如 *Holo-*

phragma calceoloides，以全部扁平的側部躺在海底上的 *Calceola* 具有特別的蓋，蓋同扁平一面的直線鋸邊相聯接。*Holophragma* 沒有這種蓋，扁平僅僅是在側方中部，這毫無問題是適應于穩固地仰臥在海底的結果。拖鞋狀的珊瑚既然是由具有兩側對稱的四射珊瑚而來，因而在沒有兩側對稱的六射珊瑚中是不會遇到的。

還在 1910 年我會寫過四射珊瑚的側部固着決定于錐狀珊瑚的廣泛性是和六射珊瑚不同的。很自然，錐體可以產生和巩固側部固着，側部固着要比錐頂尖端軸心固着更巩固些。側部固着同時也是因為四射珊瑚在古生代淺海地帶所必需的。正象現時的單體六射珊瑚生活在深水一樣（雅可甫列夫，1910）。

由於這種考慮，關於四射珊瑚適應于相當強的波浪海中的生活，我在 1914 年提出四射珊瑚應當是生長為凸起的一面朝向海浪，因為在這種情形下受到波浪擊壞的程度最小（圖 4）。這個意見在契爾凱索夫（B. IO.

Черкесов, 1935）的觀察中得到了証實。他曾經描述和刊印出單體四射珊瑚分

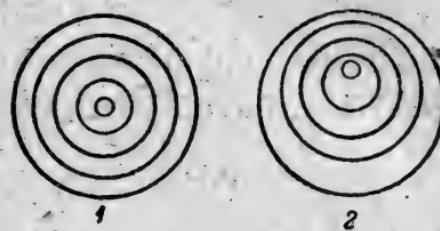


图 3 盘状珊瑚生长线的排列

1—六射珊瑚

2—四射珊瑚

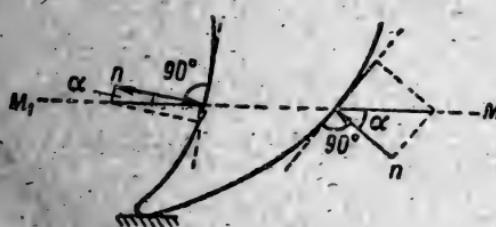


图 4 波浪对于四射珊瑚体的作用力的线是 M_1-M ，有效的分力 n 垂直于珊瑚体表面，在压力之下从弯曲的一面左方压力大于右方。

布在志留紀的石灰岩层面上，即在过去海底的表面，根据漣浪和其特点，証明珊瑚曾經以凸起的面朝向着海浪。最好的客觀事实是較晚期的——石炭紀的珊瑚呈椭圆形橫切面，长軸位于对称面上，同时早期地質时代中四射珊瑚体的橫切面为圓形。这种椭圓切面，极其可能是珊瑚由于自然选择而获得的。

四射珊瑚內部构造的上兩側对称性

四射珊瑚内部的两侧对称性表現在隔壁的排列和所謂內沟(fossulae)的組成上。

談到隔壁，它們往往有两級，原生隔壁发生較早，并在珊瑚錐体的尖端开始生长；次生隔壁发展較晚，并开始在距口部較近处。原生隔壁是四个：两个隔壁順对称面分布，其中一个順凸起一方的称为主隔壁(图 5 H)，而第二个在凹进的一方称为对隔壁(G)；此外，两个原生側隔壁(S) 分布在对称面之外珊瑚的側部。这四个原生隔壁把珊瑚体内部划分为四个区域，称为四个部位，主部和对部是按主、对隔壁的分布而确定的。次生隔壁发生在原生隔壁之后，从其出現順序分別以数字(1, 2, 3, 4, 5) 来相应的表示(图 5)；它們是当着珊瑚体增大和加寬时，成对的出現在主部两个对部两个等等。

新的次生隔壁在这种情况下发生于錐体的越来越高起部分。弯錐形珊瑚体的口部垂直于凹进面，或至少与凹面所成角度比較对凸面所成角度更大。由此珊瑚单体的面加強了生长，这样生长就賦予弯曲情形(图 6)。

隔壁具有垂直于口方生长的趋向，由此得到最好的水的循环，在循环中水經過口腔进入珊瑚虫內腔并得到对呼吸必需的氧气和供食用的微生物。

次生隔壁垂直于口部的排列可能仅仅出現在对部。在主部次生隔壁不可能采取这种排列，因为原生側隔壁(S) 阻碍它們；但是次生隔壁在这里可以达到最大的接近上述的垂直，那就是以其基部固着在珊瑚壁上平行于側隔壁的基部。这样次生隔壁在原始部

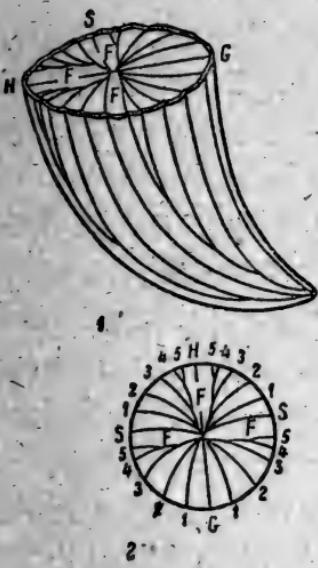


图5 四射珊瑚体的模式图(据传諾弗斯克-克利盖尔, 1928) 1—侧
视可以看到侧表面有隔壁的痕迹; 2—上视 H, G, S, 主隔
壁, 对隔壁和侧隔壁; 1—5—
次生隔壁; F—内沟 (fossula)

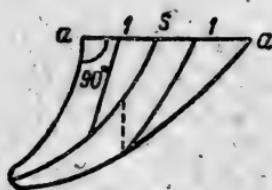


图6 四射珊瑚的幼年体在各部具
有一个次生隔壁。点綫表示
主部次生隔壁的方向, 由于
已有侧隔壁 S, 不能有次生
隔壁

位平行于三种原生隔壁, 这三种原生隔壁的基部位于凹面(G, S 和 S)。由于錐体的側部在图上各部位为三角形所以次生隔壁在图上平行于三角形一个边, 具有一定的角度或者說是对另一边呈羽状分布, 也就是說在对部次生隔壁对于原生側隔壁 S 的关系是呈羽状分布, 而在主部对主隔壁 H 的关系也是呈羽状。在对部次生隔壁的分布和对隔壁平行而和側隔壁成一定的角度, 而在主部同側隔壁平行, 但和主隔壁成一定的角度; 这是区别四射珊瑚的特征, 使它具有清楚的两侧对称性, 这就叫做孔德 (Кунт) 定律。

这种两侧对称性同大多数珊瑚的輻射对称性相违背, 因此对許多研究者形成无法解释的死巷。叶盖尔 (Jaekel) 仅解释为四射珊瑚发生于具有两侧对称的更高级动物的退化 (деградация), 就是說发生于环虫类。某些动物学家也曾認為腔腸动物一般說

发生于两侧对称的动物，但并未得到广布。

由上述意見看来，为了解释四射珊瑚的两侧对称，没有必要設想这种对称性由祖先繼承而来。我們已經看到，四射珊瑚体的弯曲性是由于側部生长在固着地点而产生的，那么分布的特性不过是弯曲的結果。

因而在四射珊瑚体内次生隔壁的排列，决定于較早发生的原生隔壁的分布，并且同它們形成地形的相互关系。

如果珊瑚开始时为錐体向前发展为圓柱状，获得一定的經常的直径，那么新的隔壁在这种情形下就不会更形成，因为只有当橫切面直径增大时，才有需要和可能增添新隔壁，当着珊瑚体保持一定直径时，隔壁的数目成为固定的，他們在大小上是整齐的，并分布为不是两侧对称的輻射。这种情形表現为羣体珊瑚的一般規律。羣体中一个接一个地从第一个錐形个体发生，由于出芽生殖而形成柱状个体的分枝。这样按上述的珊瑚体的变化，就形成为接近于古生代以后的珊瑚——六射珊瑚。

还有一个四射珊瑚的內部构造特点，也可以說同他們的錐形弯曲的珊瑚体有联系，这就是四射珊瑚的所謂內沟。內沟是萼的口部靠近原生隔壁处的凹漕，并不是經常一致地清楚表示出来(图5)。常常是在主隔壁(H)位置有清楚的凹漕，在靠近側隔壁处(S)比較微弱。主隔壁位于主隔壁的內沟部，側隔壁由主部两侧来限制着內沟。当着內沟出現时，主隔壁的发展往往受到限制而在輻射末端縮短。这种特性的解释是：在主部由于錐体的生长，靠近主隔壁发生了空隙，在一定的期間比較其它隔壁間的空隙变寬(图6)。因此这里就要开始发生新的隔壁，但在其发展的同时，因为下垂到加寬的节隙中的动物軟体，也会多少挤紧。这些軟体包围着骨骼，但并不和骨骼生长成一体。由原生隔壁方面所悬掛着的軟体就对新組織成的次生隔壁产生压力，并堵塞次生隔壁向輻射方向(自原生向次生方向)的生长，因而也就成为原生隔壁附近的內沟。当次生隔壁挤紧时，它們的末端正如图5-2所示，挤到从前产生的隔壁上。在珊瑚凸方，靠近主隔壁的內沟特別显著，这是由

于在这个部分軟体压力特別大，因为在这里比起其它靠近側部的原生隔壁內沟来是两倍；同时它产生在对称面上两个部位的接触部分。

在珊瑚凸面軟体的下垂应当是特別強烈，有时可以觀察到在不同的地質时代里的珊瑚在凸面有原生隔壁加厚的情形，主部中这种隔壁加厚（称其为灰質加厚）在某些石炭紀的珊瑚中发育相当好，例如 *Caninia*（犬齿珊瑚），同时也存在某些志留紀的珊瑚。

讓我們注意到下列情况，即根据道布罗柳波娃（Т. А. Добродурова 1948）所證明，*Caninia* 的祖先沒有这种加厚，也沒有象 *Caninia* 的規則的弯曲的珊瑚体。当着珊瑚体均匀地弯曲时，凸起的墙也是均匀地弯曲，軟体下垂状比較不規則；弯曲的情形更长和沒有間断，这就可以解釋 *Caninia* 及其它珊瑚的墙和隔壁加厚的意义。

正如已經指出的，四射珊瑚的特征是隔壁的羽状及平行排列和內沟的形成——如果珊瑚当其个体在最初期間为錐体，后来变成为柱体，这些特征就要消失；隔壁也会失掉两侧对称的特性而变成放射状的排列。这种情形在珊瑚的历史演化中曾經发生。四射珊瑚在古生代末期失去隔壁固着的和弯曲的趋向，并变成为柱状珊瑚体，隔壁也排成象古生代以后的六射珊瑚，特別是单体的六射珊瑚，正象对于現代生活在深水中的六射单体珊瑚的代表一样，很自然地在深水的情形下不需要巩固的側部固着。古生代和中生代之交的特点是強烈的造山作用和从大陆向海洋搬运大量的粗砂沉积。这就有可能，也应当是珊瑚由近岸的浅海地带向深海迁移的原因。当着上述造山运动結束时，粗石碎屑沉积会減少，那么珊瑚可以重新在浅海地带分布，但这已經是羣体珊瑚，它們形成古生代所未有的珊瑚礁。

总起来看，四射珊瑚的組織取决于一系列的形态組成因素，首先側部固着生长的珊瑚体是对于淤泥进入体内的反应——珊瑚体的口部远离开海底，因而弯成牛角状。那末珊瑚体排列方向与波浪

打击的关系可以屈流性来解释，它的凸部而不是凹面向着开闊的海洋。必須說明这是自然选择的結果。自然选择同样出現在某些后期珊瑚，其横切面呈椭圆形，椭圆长軸位于对称面上，四射珊瑚隔壁排列的特征的发生是由錐形珊瑚体及其弯曲性所决定的，原生和次生隔壁之間的关系表現为形体曲綫相互关系的結果。組織构造发展的出发点是外界环境：即淡水带的生活条件。这种生活环境的改变給予向深水迁移以推动力，而且和这种改变相适应的是組織的改变，首先是側部生长的丧失。

必須解釋，六射珊瑚隔壁的一个特征，出現于它們从四射珊瑚产生的时代，根据魏西爾曼所做的图解，在某些二迭紀的珊瑚（是指那些被认为产生六射珊瑚的四射珊瑚——*Gerthia*, *Plerophyllum* 等，見图 7），这种特征表現为隔壁边缘上特殊棍状的加厚部的組成。这种加厚无论在比較古老的四射珊瑚、或者較新的六射



图 7 1. *Plerophyllum* (1:1) 和 2. *Polycoelia* (4:1) 的横切面，具有三个週期的隔壁末端的加厚（据 Gerth, 1921）

珊瑚都沒有。这种特征很可能是当从四射珊瑚迅速向六射珊瑚轉变过程所产生的，是当着由比較寬的錐状珊瑚体向較窄的錐体和柱体过渡时，由于某些隔壁的縮短而引起的，同时，是在其祖先中激起隔壁向放射状生长到一定长度的生长荷尔蒙；由于遗传性而繼續对于后代产生作用，其結果在隔壁末端形成石灰質的沉积——現在已經成为多余的。这种多余就形成了上述的棍状加厚沉积。隨

着时代的前进，荷爾蒙的分泌和石灰質的沉积可以自动調節，棍状的沉积也就消失。

因此，决定四射珊瑚形态組成因素是，生活在浅海多浪地帶，各种早期的組織构造对后生的組織构造的影响，趋向性，自然选择和荷爾蒙的影响。

至于談到側部生长以及由它产生的組織是否根据繼承性遗传或者获得于每代个体的問題，后者似乎是正确的。但是需要指出，由于保存側部生长特征的惰性，即便是在早期形成生长的原因側部固着之后，这种惰性仍得保持。

淡水水蠣的食物一样，古杯类的小孔对于这些食物是不合适的，腔腸动物的食品开始經過口孔而进入与此相应的囊状体腔内，这是和大部分古杯类不同的特征。

注意这样的事实，就已知的古杯类中杯体呈錐形，这也正象大多数四射珊瑚一样。不过古杯类为直圓錐体，而四射珊瑚却是弯曲的角錐体。

这种差别的解释可能是这样：当古杯类以其尖錐頂部固着海底时，因为壁上具有很多孔，所以不致于因海水流动而有损坏的危险。沒有孔的四射珊瑚，其錐体遭受着这种危险，因此珊瑚以錐体側部固着于海底（雅可甫列夫，1910），跟着因此产生了角錐的弯曲及其傾斜生长。四射珊瑚的角状体外部的两侧对称，也就給自己招至隔壁两侧对称的发展，成为它們的特征（雅可甫列夫，1904）。

必須指出，某些四射珊瑚也象古杯类一样，具有隔壁孔，这就是我觀察到的保存很好、由爱沙尼亚打鉆获得的奥陶紀 *Kiaerophyllum* 可以推想那些排列在 *Kiaerophyllum* 隔壁上的不規則的大孔，可以認為是古杯类的某些小孔癒合而成的。

关于古杯类固着方式的某些問題尚未完全弄清楚。显然是軸心固着——即以錐体頂尖固着，但是錐頂并不鈍化，因为正象沃罗格金（А. Г. Вологдин）所說明的一样，固着是靠側部脚跟状突起的輔助。

脚跟状突起这个名辞我曾用于四射珊瑚固着的特征，对于四射珊瑚它是更为合适些，因为脚跟状突起位于珊瑚锥体下部的侧线（图 2），而古杯类，正如戴勒的原图和 A. Г. 沃罗格金复制的图一样（1934，第 253 图，e），固着发生在大量脚跟状突起的情况下，这些突起是由清楚的各种平行板所形成，并产生于锥体的底端四周。

与此相关敦郝漠及什洛克（Twenhofel and Shrock, 1935）的古杯类复原图是中平行板形成的完全对称的基底构造（图 7），这个基底呈角锥状，象是在其中生长古杯类骨骼本部。同一图上是极似珊瑚的古杯海绵（*Archaeocyathus profundus*），甚至于弯曲的同四射珊瑚相似。

沃罗格金在 253 图上所示，俄国的古杯珊瑚的固着，似乎是杯子一个侧部具有脚跟状；但这个图并不十分清楚的。

有趣的是沃罗格金另一个图（256, f）上所示 *Archaeocyathus facilis* 的横切面，具有六个隔壁，这可以认为是珊瑚网的原始的和相应数目的隔壁。戴勒的横切面有较少数目的隔壁并附图，很可能这是由于切面切在较高的杯体部分。

因此，我认为四射珊瑚可能是由古杯类的一族（很可能是由古杯科 *Archaeocyathidae*¹⁾ 演变来的。这种演变发生在下寒武纪以至古生代末，正如维塞尔米（Weissert, 1927）的论文所指出的一样，由四射珊瑚发生了向静而深水迁移的六射珊瑚的产生。因此，由四射珊瑚的侧部固着，进到轴心固着或者以锥体尖端固着，如作者曾解释过的 *Balanophyllia*（雅可甫列夫，1910），或者发育成板状组织在珊瑚体底部如戴勒所解释过的一样。这种组织显然见于现在生活的 *Thecopsmmia socialis*, *Poortales* (Twenhofel

1) 古生物学家没有研究过有关四射珊瑚的发生问题。这个问题曾由动物学家——美国人杜尔登（Duerden, 1902）和法国人弗尔罗（Faurot, 1909）研究过。根据在早期原生隔壁的分布和数目的相似，两位作者一致认为四射珊瑚出自红海葵（Actinia），特别是杜尔登他认为是出自现代生活的一类红海葵，而弗尔罗却认为是另一类。但是难道能说红海葵具有的四射珊瑚一样的锥体吗？而古杯类按其体形是和四射珊瑚相似的。

and Shrock, 1935), 它与 *Balanophyllia* 有亲属的关系。

六射珊瑚或为近海岸带的成礁珊瑚羣，或为深水带的依体珊瑚。在前一种情况下，它們呈羣体状态，以免海浪的打击来保护自己。在第二种情况下一般不同海浪遭遇。两种情况下的珊瑚体和四射珊瑚的区别主要是有孔，可能有孔是为了节省建造机体的材料。

絕大多数四射珊瑚在古生代末灭絕，六射珊瑚的祖先証明是由比較原始的科的代表，主要是由 *Zaphrentiidae* (内沟珊瑚科)；*Plerophyllum* 和 *Sochkinophyllum* 演化来的。

同样，古杯类在寒武紀灭絕，四射珊瑚可能的祖先表示是由 *Archaeocyathidae* 科演化来的。

如果承認四射珊瑚的錐体是出自古杯类，自然預期的是四射珊瑚的祖先具有直角錐形而不是弯曲的杯形。

“生物与环境”一书的第六篇文章——論形态发生的因素曾由楊式溥譯，楊遵仪等校，在1958年科学出版社出版。为了使本书成一系統，特将“論形态发生的因素”这篇文章列入为該书內容之一。——譯者註

泥盆紀中央区和伏尔加中流泥盆紀的介形虫

E. H. 波連諾娃

某些介形虫同岩相联系的資料*

在研究泥盆紀地层中介形虫分布的基础上，可以做出某些介形虫同各种类型的含化石的沉积相联系的結論。

第一、首先注意到在泥質石灰岩內的介形虫的存在以及它們在砂質粉砂岩內的缺失。

第二、觀察到在泥岩和石灰岩內介形虫屬和种的組成上有清楚的區別。

在泥質岩石內所觀察到的介形虫总是有极其不同的类型以及大量的溢集。对介形虫发育最有利的条件是在其中沉积着碳酸質的泥岩的环境，例如：泥盆紀中央区上泥盆紀地层旧斯科尔（Старооскольский）层。謝米卢克（Семилукекий）层和沃罗涅日（Воронежский）层等；在泥岩內含有較少量的碳酸質成份也就有少量的介形虫，但是在砂質的泥岩里經常完全不含有介形虫。



图1 产自泥岩內的介形虫类
a. *Knoxites menneri* Egor. $\times 50$
b. *Milanovskya bicornis* Gleb. et Zašp. $\times 50$

* 本題目为原书中一章的題名。

在碳酸質泥岩內出現有本書全部曾被描写的分类单位，其中特別好的是具有复杂紋飾介壳的介形虫。

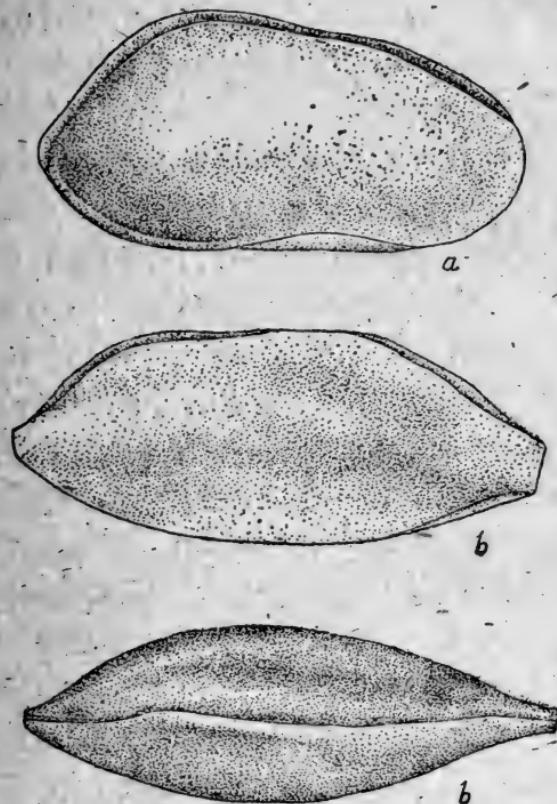


图2 产自石灰岩內的介形虫类

a. *Bairdia zigulensis* Pol. ×50

b. *Acratio evlanensis* Egor. ×50

在石灰岩見到的是另外的情形，特别是在純灰岩或者含碎屑杂质的灰岩中。例如分布在薩馬爾（Самарской）河灣上希格洛夫区，并且分布在泥盆紀中央区某些耶夫拉諾夫（Евлановско）层及大部分利溫层（Ливенский）石灰岩內，这些类型的代表都有規律地未分节的光滑的壳形，并缺乏紋飾，經常具有边飾和小刺为特点，主要是 Bairdiidae 科 (*Bairdia*, *Bairdiocypris*, *Acratia* 各属) 和 Cavellininae 科 (*Cavellina* 属)，在稀有的情况下見到 Graviinae 亞科和 Buregiidae 科的少数代表。在泥質較多的石灰岩（耶夫拉諾

夫石灰岩类型) 除去上述各类以外尚出現有 Kloedenellidae 科稀有的代表。在強烈泥化的灰岩中例如：在旧斯科尔层和維特层上部介形类出現的类型和在碳酸質泥岩內的类型相似。在这里需要指出 Drepanellidae 科的分布仅限于泥質沉积中，并且很少在強烈泥化的灰岩中遇到。

被研究的材料証明了，在同时代的但是不同的岩相的沉积中含有极其不同的介形类，虽然其中也經常遇到 Graviinae, Kloedenellidae, Buregiidae 和 Bairdiidae 各科的共同种，在这种情况下在泥岩中比在石灰岩中含有相当大量的 Graviinae, Buregiidae 和 Kloedenellidae 科的代表。出現在泥岩里的 Bairdiidae 科和石灰岩中相同，例如在旧斯科尔和日維特层上部，或者比較后者出現得較少，例如在耶夫拉諾夫层。

极其明显的介形虫同一定的岩相相联系的例子就是在多馬尼克 (Доманик)¹⁾ 极其特殊的沉积內，仅出現极其特殊的 Entomidae 科的类型，同时在其中完全沒有其他的介形类出現。

在研究現代海生介形类生活状态的基础上确定了(科罗夫荪 O. Klopson 1940—1941)絕大部分的介形虫营底棲生活，它們生活在海底的表面或者鉆入其中，运动方式是爬行，跳跃和游泳。海底的特点，它的坚硬性，食物的数量以及氧气的多寡对于介形虫的生活以及它們在地理上的分布具有重要的意义。

普拉捷 (Pratije, 1931) 以及爱拉弗荪 (Элофсон) 曾經指出对介形虫生存最有利的是淤泥海底，普拉捷并曾指出最好的条件是海底含有 18—45% 的淤泥，較多或較少的淤泥是会使介形虫減少而后它們趋向灭絕。这是因为少量的淤泥会使海底营养質的供应貧乏，过多的淤泥則会阻碍海底底棲动物的行动。

从我們的資料来看能够采用的是在碳酸質泥岩內或泥質石灰岩內介形类最为多种多样和最为丰富。

1) 多馬尼克命名于烏拉尔西坡地名，在上泥盆紀地层中代表着烏拉尔西坡和俄罗斯地台东部分布的一种特殊岩相——主要为黑色灰岩、泥岩砂岩交互层并含有可燃性頁岩及瀝青，生物羣因而也十分特征主要为漂游生物化石。

研究現代的介形类証明了介形虫的形状和介壳表面具有紋飾的类型是和生活条件有关,主要是对于軟淤泥海底,壳表面的突起会使介形虫不至于沉入軟淤泥海底內。光滑的类型是和各种不同的环境有联系,它們繁荣在各种海底上,其中也包括介壳經受着相当大的机械作用的环境——碎壳和砂带。(据爱拉夫蓀)。

根据这样的基础,可以認為介形虫如果在壳上具有各种不同的突起,小刺,巨瘤和邊飾,象 *Acronotellidae*, *Drepanellidae*, *Hollinidae*, *Eurychilininae*, *Beyrichiidae* 各科應該是生活在軟淤泥海的表面,局部的鉆入土中。这种壳形构造特性指明了运动的特性最多不过爬行而并非游泳。

具有光滑壳子的类型例如: *Acratia*, 清楚的表明是营游泳生活。这可以由它們的壳形和表面來說明(长形的、流線形的),并且这些介形虫經常出現在有时是极其純淨,几乎沒有其他物质的石灰岩內。上面提到的底棲类型同 *Acratia* 共同出現的也有其他的 *Bairdiidae* 科的代表,貧乏的食物也表明了它們並沒有紧密地同底层有关,极其可能的是它們具有比較主动的游泳性能(纵然是一部分),在某些情况下这种光滑的类型有时同具有壳飾的类型共同出現,可以認為它們游到距海底不远的地方。

属于游泳类型的也可以把相当大的 *Entomidae* 科一部分归入其中,对于这一点庫麦洛夫 (Kummerov, 1940) 曾經指明过,他曾經說过,一方面壳形常呈梭状或是椭圆形,并有纵生的条紋和薄壁,另一方面这些化石产自缺乏氧气的澄清質石灰岩內,使其認為在这种条件下不可能是底棲生活,同时需要指明在多馬尼克岩相內 *Entomidae* 科同营游泳生活的介形虫共生。

因此在我們研究泥盆紀的介形类中,可以區別出三种生活方式的类型:底棲的类型是同泥質沉积相联系(本文曾經描述的大部分种),靠近海底游泳的类型同碳酸質沉积相联系 (*Bairdiidae* 科) 和距离海底相当距离的游泳类型 (*Entomidae* 科)。

尽管岩相环境在介形虫化石羣上留下了深刻的烙印,但是这并不失掉介形虫在地层学上的价值。泥質岩相和石灰質岩相中的

介形虫化石羣表現了直接的相近性，它們具有一系列的共同类型，这就使得我們能够比較和对比它們——多馬尼克岩相以特有的 Entomidae 为特征，在其他沉积中暂时还没有发现它們，但是这一类也就在这个岩相的界限以内具有巨大的地层意义。曾被證明烏拉尔西部巴什基爾和韃靼的多馬尼克岩相 Entomidae 科在弗兰建造下部具有相同的种，这些种的組成是同多馬尼克岩相內弗兰建造的上部和法門建造的下部种的組成有区别的。除此之外在多馬尼克相內拥有广闊的水平分布的 Entomidae 科，使可能与极远的沉积区域对比，例如把烏拉尔区同伏尔加-烏拉尔区，以及另一方面同德国和其他地区进行比較。

沃罗涅日省耶夫拉諾夫层

种的名称	泥岩	灰岩
<i>Hollinella evlanensis</i> Egor.	×	-
<i>Limbatula symmetrica</i> Zasp.	×	-
<i>Schweyerina normalis</i> Zasp.	○	-
<i>Gravia (Gravia) aculeata</i> Pol.	○	×
<i>Gravia (Selebratina) legibilis</i> Pol.	○	-
<i>Gravia (Selebratina) dentata</i> Pol.	○	aff. ×
<i>Gipsella evlanensis</i> Egor.	○	aff. ×
<i>Mennherites evlanensis</i> Egor.	×	-
<i>Kloedenellina botalinae</i> Egor.	○	×
<i>Evlanella incognita</i> Egor.	○	×
<i>Knoxites cornutus</i> Egor.	×	-
<i>Evlanovia tichonovitchi</i> Egor.	○	-
<i>Knoxiella konensis</i> Egor.	○	-
<i>Buregia krestovnikovi</i> Pol.	○	×
<i>Bairdia accurata</i> Pol.	-	○
<i>B. retrorsa</i> Pol.	-	×
<i>B. zigulensis</i> Pol.	-	○
<i>B. syzranensis</i> Pol.	-	○
<i>B. quarziana</i> Egor.	-	○
<i>Acratia evlanensis</i> Egor.	-	○
<i>A. silincola</i> Pol.	-	○
<i>A. supina</i> Pol.	-	○
<i>Fanienella? evlanensis</i> Pol.	×	○

×——少量的种

○——大量的种

[本文系 E. N. Поленова 1953 年所著 *Остракоды девонских отложений центрального девонского поля и среднего поволжья* 一書中的一章，原書第 134 頁至 138 頁，并經 P. Ф. Геккер 作过部分精簡]。

伏尔加-烏拉尔区和泥盆紀中央区^{*} 有孔虫和放射虫的研究历史、地层分布、 古生态特点和古地理分布特性

E. B. 彼考娃

研究本区域内泥盆紀碳酸質和陆屑性質的岩石，能闡明有孔虫和放射虫对于一定类型的沉积物質所強烈表現的适应性。除此之外也发现烏拉尔西坡、巴什基爾自治共和国、韃靼自治共和国以及古比雪夫外伏尔加流域的泥盆紀沉积物以不同的原生动物化石同泥盆紀中央区有所区别。

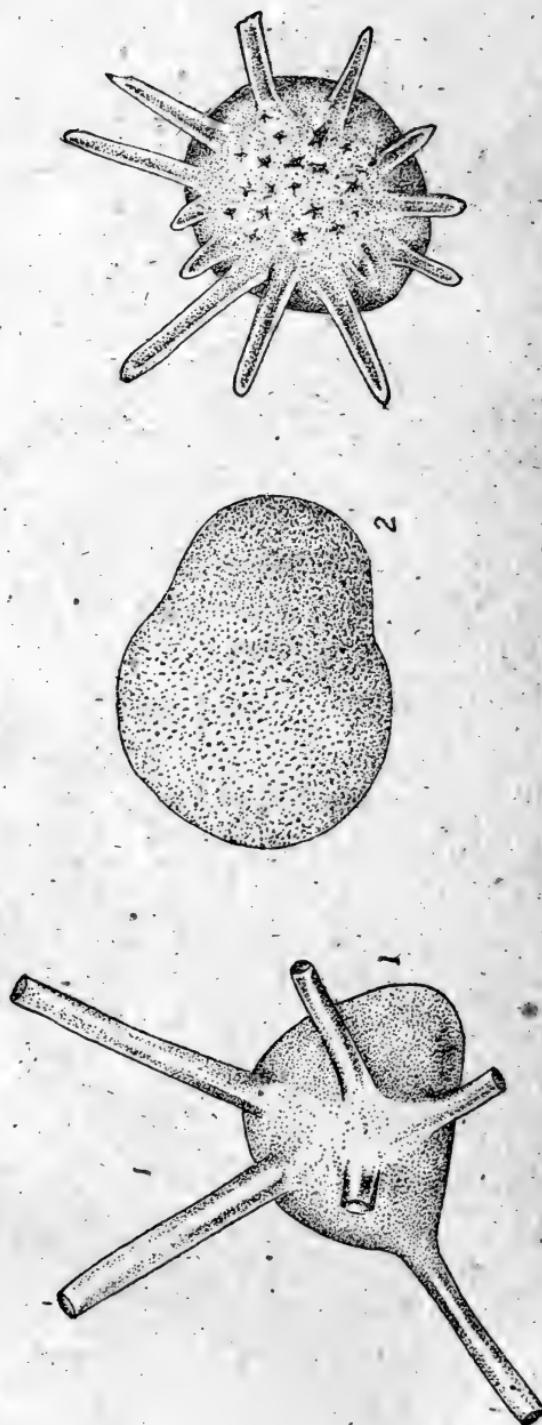
存在于泥盆紀岩相內的区别。导致建立烏拉尔西坡同泥盆紀中央区互相不同的地层划分，以及相伴隨的微体化石特征上的不同。

所有泥盆紀中央区地层內的有孔虫类壳子的排列都在一定的方向上。其中有和現代“躺伏”类型相似的有孔虫(*Semitextularia*, *Pseudopalmula*, *Cremsia*) 固着类型 (*Evlania*, *Liturella*)、聚生类型 (*Saccammina*) 和某些按其壳子的結構同生活在現代海底的类型相似。絕大多数泥盆紀中央区地层內的有孔虫壳型證明着他們都曾营海底底棲生活方式。

烏拉尔西坡泥盆紀的有孔虫化石羣却有着完全另一种面貌。其中的一部分，例如 *Archaeosphera* 屬具有規則球狀的单房室壳。在其壳表生出无数細而中空的小刺。这些小刺是由透亮的壳外表层組成，可能是这个外层較内部暗色細粒层为薄，因此同由其組成的刺一样常常不保存于化石状态。*Parathurammina* 屬为球形单房壳，壳壁为单层，从壳表放射状的分出刺形口唇。根据 *Archae-*

* 泥盆紀中央区——系指俄罗斯地台上莫斯科以南区域泥盆紀露头区，所謂中央区是因为近苏联政治中心(譯者註)。

图1 多瑞尼克漂游有孔虫类
 1. *Parathurammina spinosa* Lip., $\times 330$ $D_2 \rightarrow 8$
 2. *Bisphaera malevensis* Bir., $\times 300$ $D_2 \cdot C_3$
 3. *Archaeosphaera minima* Sul., $\times 300$ D_3



sphaera 和 *Parathurammia* 的壳构造来看同某些老的放射虫 (*Spumellaria*) 极其相似。此种放射虫也具有球形骨骼以及由球面放射状的小刺，这种相似就使假設为 *Archaeosphaera* 和 *Parathurammina* 同放射虫一样曾营漂流生活方式。看来 *Bishphaera* 同样也是漂游的有孔虫，虽然他們并沒有刺。可能它們在水內处于悬浮的状态不是依靠刺的形成或者是扩大动物体壳子的表面，而可能是在原生質內核里包含有很多黏液或气体的泡等等，正如現在漂游的

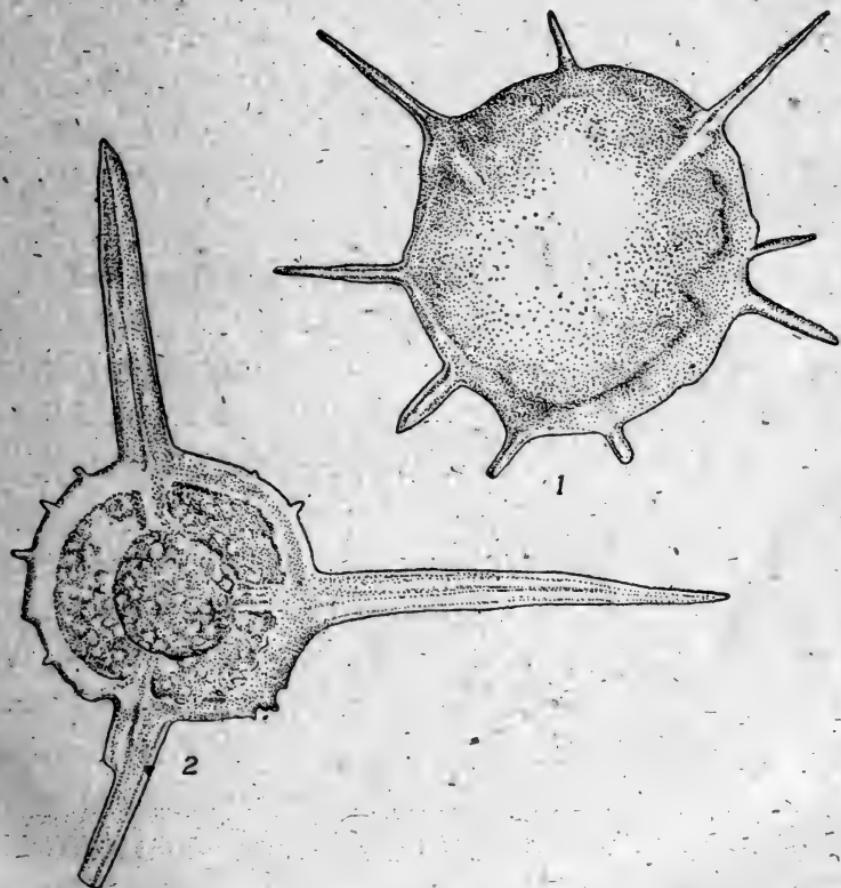


图2 多瑪尼克放射虫

1. *Acanthosphaera australis* Hinde, $\times 330$. D_2^3
2. *Trilonche vetusta* Hinde, $\times 330$. D_2^1

有孔虫所具有的一样。以其壳形来断定 *Bisphaera* 营漂流生活方式,还可以提出的是他們往往和 *Archaeosphaera* 和 *Parathurammina* 共同被发现。同时,他們的分布同上述各属的分布有同样的規律。

在烏拉尔西坡泥盆紀地层中同漂游的有孔虫共同分布的也有某些底棲的属。

現代漂游的有孔虫类在热带或亚热带緯度內大洋或开闊的内海水面上有巨大的数量。抱球虫軟泥复盖着离岸一定距离的海洋底部,这証明現代漂游的有孔虫类对于正常盐分的适应性。

斯特拉霍夫 (Н. М. Страхов, 1951) 討論到碳酸盐沉积形成条件問題时,曾經說过:有孔虫类經常分布在离岸某些距离是同淡水和陆屑物质的注入有关。海水淡化增加壳子的碳酸盐溶解性,而碎屑陆源物质稀释它們。这些意見解释了泥盆紀漂游有孔虫类对碳酸質沉积的适应特性,并且他們从来在陆源碎屑物质中不被发现。

根据道格 (В. А. Догел, 1951) 的証明現代漂游的有孔虫类是喜欢温暖的,在三十个現代漂游的有孔虫的种內,只有两个种能活在冷水里。泥盆紀漂游有孔虫看来也应当是喜温暖的类型,在他們最广泛分布的区域内,根据沿烏拉尔西海岸礁状体的分布Д. В. 拉利夫金 (Д. В. Наливкин) 認为在这个区域曾經是热带的温带海洋。

某些老第三紀的和中新統的漂游有孔虫的种沒有經過任何改变生存到現在 (据 Н. М. Субботина, 1952) 漂游有孔虫少量的种(30)以及长久的生存說明着它們生存环境的相对地單調性。也正是根据如此,維涅尔 (К. Бинер) 在当时曾写过:底栖有孔虫类有着主要的地层价值,而漂游的类型在这方面便沒有。維涅尔的著作(1934年)是在当时苏联刚刚开始研究有孔虫时期写成的,在近年来曾经被 Субботина 阐明 (1952) 漂游类型的有孔虫也有地层意义。但是对泥盆紀地层內的漂游有孔虫类維涅尔的意見却是正确的。*Archasphaera*, *Bisphaera* 和 *Parathurammina* 各属所有的种根据現研究的阶段似乎是有广泛的垂直分布。在剖面內他們从中

泥盆紀吉維特組開始一直分布到上泥盆紀法門組，或者是下石炭紀土內組，这就降低了他們的地層價值。他們在時間上少變化和在種的成份上單調的原因是構造上的原始性和生存環境上的相對一致性。

底棲有孔蟲類同漂游有孔蟲類不同，他們生活在極其不同的盆地底部，他們甚至可以生活在淡水盆地內，生存條件上的多樣性是他們產生大量種的原因，特別是其中很多都具有短暫的垂直分布形成為某些地層的標準化石。伏爾加-烏拉爾區和烏拉爾西坡弗蘭組的多瑪尼克層不含有孔蟲類，而卻以放射蟲為特徵。由於多瑪尼克岩層含有砂質夾層，同這些夾層相應的是產生大量放射蟲殼的堆積。多瑪尼克區產放射蟲由於保存的不好常常不易鑑定，往往它們緊集成亮光的小斑點，堆在岩層內形成褐色外表。在本區內放射蟲的分布界線為多瑪尼克層分布所限，當沒有多瑪尼克層時放射蟲在弗蘭組剖面內也就缺失。

在現代海洋內放射蟲比較漂游的有孔蟲具有較少的分布（抱球蟲軟泥復蓋着世界海洋的 29%，而放射蟲軟泥僅占 3.4%），從前都以為放射蟲僅分布在深水地帶，現代根據放射蟲化石證明他們也可以在近岸地區被發現，五個放射蟲目中的四個具有砂質骨骼，因此大量放射蟲的發育一定是在水內溶有足够的砂質膠體。現代證明水內砂質來源之一是海洋內火山噴發。與此相關的是放射蟲化石常常在有火山岩層內的夾層中被找到。但是水內砂質的來源也可以是另外的情形，放射蟲也可以在沒有火山岩的地層內被發現。

漂游的有孔蟲和放射蟲的分布，是同現代存在，又認為是烏拉爾泥盆紀海區具有正常鹽份的開闊的海盆地的意見很好的相聯繫着。泥盆紀中央區沒有漂游的有孔蟲類只有底棲有孔蟲類被解釋為泥盆紀中央區的絕大部分沉積物是在淺海近岸地帶沉積的，而且剖面的某些部分被認為是大陸淡水沉積物。漂游的有孔蟲在泥盆紀地層內，在各區域的被發現，證明了當埋藏它們的沉積物形成時期在該地為具有正常鹽分的開闊的海洋。

在所有被研究的区域内，由于泥盆紀微体化石的研究，可以看到烏拉尔海浸如何逐漸地进到邻接的俄罗斯地台上，并在那里形成正常海洋并产生出一系統烏拉尔区的化石类型。經常它們是从 *Archaeosphaera* 属和 *Bisphaera* 属的某些代表种开始，而較后紧跟着是 *Parathurammina* 属，最后才是底棲有孔虫类。例如在伏尔加-烏拉尔省和韃靼的阿克苏白夫 (Аксубаев) 区 *Archaeosphaera* 属和 *Bisphaera* 属被发现在吉維特 (Живетские) 組，在塞茲兰区它們出現在弗兰組下部，在傑普洛夫 (Тепловки) 区出現在弗兰組中部的地层等等。

多瑪尼克漂游类型的瓣鳃动物

Б. Б. 納里夫金

在烏拉尔及烏拉尔附近中上泥盆紀沉积多瑪尼克相¹⁾ 的化石羣內 *Pterochaenia* 和 *Buchiola* 二屬的代表分布甚广。有些情况下在某些小层的钻心表面上往往被 *Pterochaenia* 化石密集地复盖着,这些化石中分布最广的是 *Pterochaenia fragilis* (Hall)及其变种。研究 *Pterochaenia* 壳体的埋藏条件得出的結論是这一屬的生活条件以假漂游为主。这种結論是根据以下各点得出来的。1) 此属各个种的壳体总是以分散的状态埋藏着,在同一层面上总是左瓣、右瓣都被遇到。2) 即是完全成年体的标本直径大小也仅到几个毫米(最大至 10 毫米),并保存有极幼年的个体,近胚壳阶段大小約 0.2 毫米。3) 虽然壳子极薄(厚度 0.05 毫米)极小,但保存却极好。4) 前翼特別发达和壳的輪廓如 *Avicula* 形,此点对于我們的結論特別重要。5) 在一起发现游泳类型的动物——鸚鵡螺和竹节石,經常沒有底棲生物化石。

由上述根据出发作出如下的結論: 1. 在体形上有显著區別的成年和幼年体各壳分散的共同发现,指出他們經過轉移但不是水平的而是垂直的轉移。垂直的轉运也可以由壳子保存好(虽然个体极薄)来加以證明。2. 壳子的极其細微(它們比香烟紙还要薄,甚至在化石状态下也是透明的),可能只是同在海水环境中漂浮的生存有关。底棲动物的壳較厚大和不透明。3. *Avicula* 形壳表明足絲曾极发育。

因此根据一般性的結論画出了假漂游的生活方式——它們固定在漂浮的藻类上,这种藻类在多瑪尼克頁岩內留有印痕。

1) 多瑪尼克相是特殊的岩相为黑色沉积物及可燃性頁岩只含有漂游生物。——譯者註

在同种海浪所漂浮的藻类上也有多瑪尼克海內广泛分布的 *Buchiola* 屬的代表。但是 *Buchiola* 屬可能會營稍微不同的生活方式——它們曾經附着在藻类上，并沿藻类細莖爬行。正象現代的 *Pisidium* 屬的代表一样。¹⁾

Pisidium 和 *Buchiola* 二屬壳的构造上有很多共同点。二者都是薄壳，圓形等壳，具有最大的凸度以及个体极小 (*Pisidium* 某些个体壳长不超过 2 毫米)。

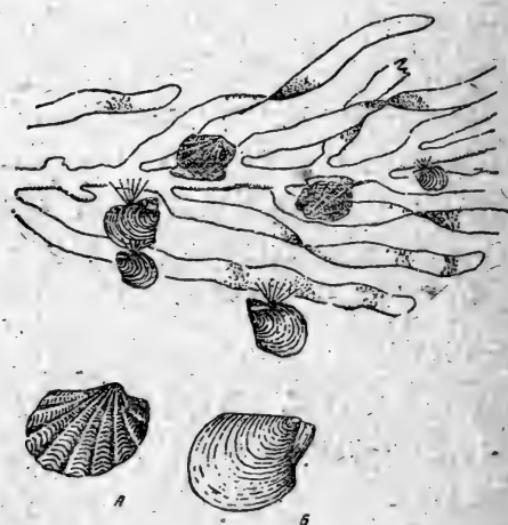


图1 *Buchiola* 和 *Pterochaenia* 在藻类上面的再造图
A—*Buchiola* B—*Pterochaenia*

尚在 1932 年 B. B. 納里夫金曾經提供过有趣的意見認為多瑪尼克的瓣鳃动物是漂游的类型。但是一系列的証明使我們不能同意这种見解。首先这和 *Pterochaenia* 壳形为 *Avicula* 状相矛盾。*Avicula* 形壳子是悬掛生活——借助足絲——的証明，至于談到 *Buchiola* 和漂游生活不一致的是它們壳上有发育很好的而对于 *Buchiola* 所仅有的非常特殊的粗放射紋，它們的壳子經常仅有几个毫米，但都有相当大的凸度，很清楚是同原始壳組織的保护功能相联系。

1) Жизнь пресных вод СССР 1940 стр. 82.

必須承認 *Pterochaenia* 和 *Buchiola* 二屬的所有代表都曾營假漂游的生活方式。毫無疑問在淺海地帶 *Pterochaenia* 和 *Buchiola* 都曾經沿海底爬行。但是更合乎邏輯的是和 *Buchiola* 占據全部多瑪尼克相的所有地區，可以拿斷開的藻類攜帶着特殊的瓣鰓動物羣的漂流來加以解釋。

庫茲涅茨盆地泥盆紀后期海洋的生活環境

T. H. 别尔斯卡雅

上泥盆紀的沉积廣闊的分布在庫茲涅茨煤盆地区域內，在盆地西北部上泥盆紀地層沿托姆河、伊納河及其支流分布，但沿盆地东部及南部該地層出露在庫茲涅茨阿拉套山区，成縱向延长地帶。沿該盆地面南側上泥盆紀地層缺失，并且下石炭紀地層直接位于中泥盆紀地層之上。

上泥盆紀沉积在庫茲涅茨区是代表两个建造——弗兰建造和法門建造，可以按化石很好的分开。庫茲涅茨盆地上泥盆紀地層剖面的构造非常复杂，可以看到由完全是（或者几乎完全是）近岸和大陆来源的紅色碎屑物质所形成的沉积（庫茲涅茨阿拉套山麓部和东南部剖面以及撒拉伊尔山东北部剖面）逐渐轉变到完全或几乎完全是海相的沉积（除去法門建造上部），海相地層剖面位于盆地西南側（沿托姆河和伊納河）（图 1）。

根据已知的地层分布分析上泥盆紀的剖面可以确定，庫茲涅茨盆地泥盆紀后期海区历史中的六个基本时期，即 1) 弗兰期开始的海浸；2) 弗兰期海水最广分布；3) 弗兰后期开始的海区面积縮小；4) 弗兰后期海区扩张；5) 法門期开始，海区某些加寬；6) 法門后期海区縮小而后是全面的海退。

为了解释起見，在本文內将原文 2 和 5 时期生物羣沉积物的分带和分相图載入以备参考。

庫茲涅茨盆地泥盆紀海区在早期弗兰建造的最后一阶段向东和向北扩展最远（图2），紅色岩系仅分布在盆地东北部，在靠近庫茲涅茨阿拉套山麓北部，在法門建造的初期海区分布最广，和在东南边缘上泥盆紀海相沉积情况不明。薩拉伊尔山脉的大部曾是陆地¹⁾。

1) Салавр (北緯 56° 东經 89°)譯者註

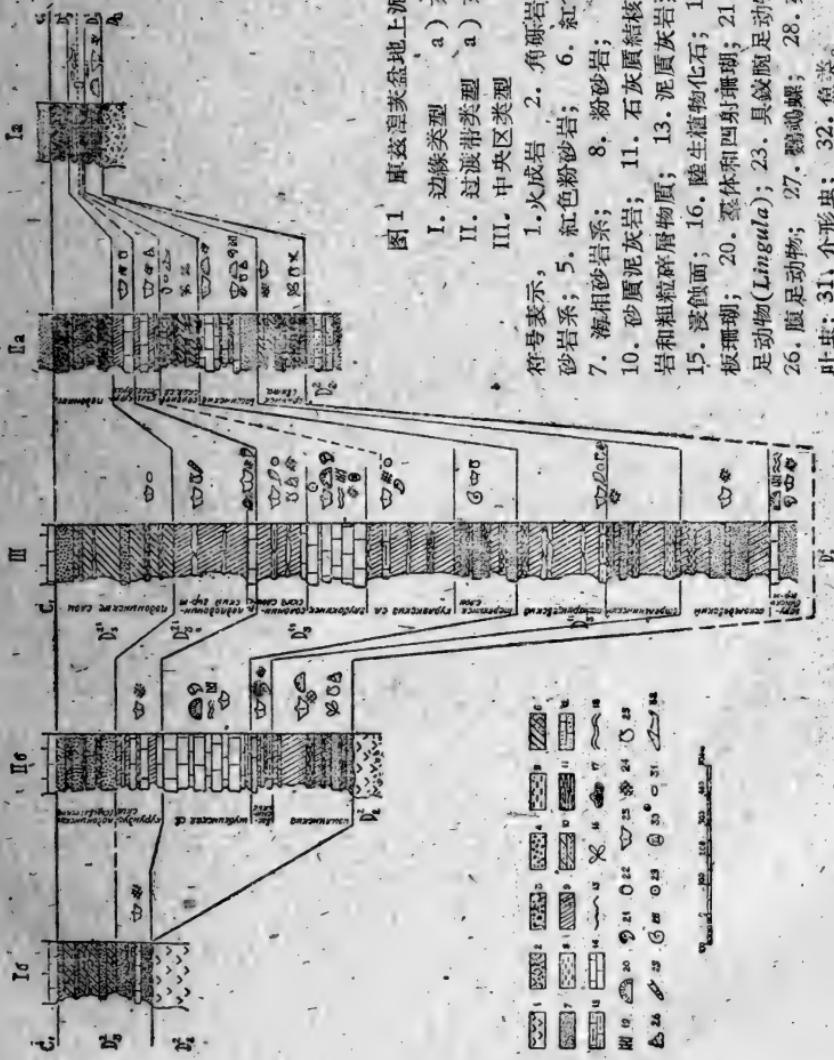


图1 喀孜库勒盆地泥盆纪的主要剖面图

I. 边缘类型 a.) 东部的 b.) 西部的

II. 过渡带类型 a.) 东部的 b.) 西部的

III. 中央区类型

符号表示,

1. 火成岩
2. 角砾岩
3. 砾岩和砾石;
4. 红色砂岩系;
5. 红色粉砂岩;
6. 红色细粒和砂质页岩及泥质板岩;
7. 海相砂岩系;
8. 粉砂岩;
9. 粗粒砂质页岩和泥质板岩;
10. 砂质泥灰岩;
11. 石灰质结核和结核状石灰岩;
12. 砂质灰岩和粗粒碎屑物质;
13. 泥质灰岩;
14. 纯灰岩(生物碎屑颗粒)
15. 浸蚀面;
16. 陆生植物化石;
17. 藻类;
18. 层孔虫;
19. 床板珊瑚;
20. 珊瑚体和四射珊瑚;
21. 单体四射珊瑚;
22. 无铰腕足动物(*Lingula*);
23. 具铰腕足动物;
24. 贝壳虫;
25. 鱼类动物;
26. 腹足动物;
27. 鳜鱼螺;
28. 菊石;
29. 海百合茎;
30. 三叶虫;
- 31.介形虫;
32. 植类。

在各层内仅表示主要化石——

在盆地的西部边缘曾分布有各种灰质的细砂岩和泥质沉积物，较晚期碎屑物质变的较细，并增加碳质较多的灰质淤泥。在早期弗兰建造未结束时，碳酸盐质沉积物变为主要。

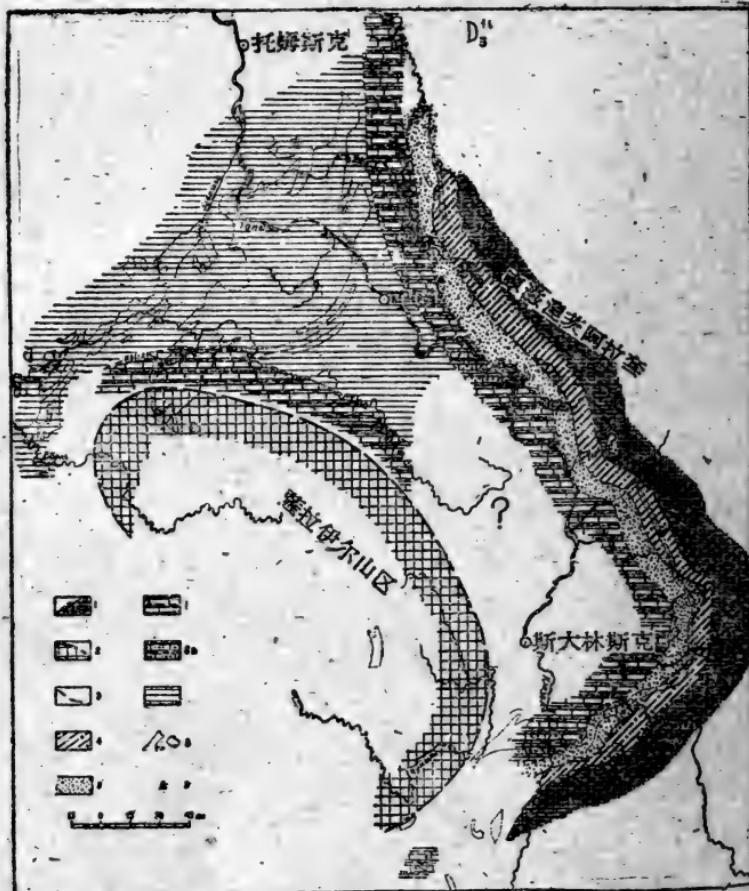


图2 早期弗兰建造后半段 *D₃* *Anathyris phalaena* 和 *Cyrtospirifer achmet* 期
库兹涅茨盆地古地理示意图

1. 具有大量冲刷物的成层陆地； 2. 低岛屿陆地；
3. 假设的界线红色岩系； 4. 红色陆源和近岸沉积；
5. 近岸砾石、砂和含有粗屑物的沉积，碳酸岩；
6. 浅水粉砂质、泥质和石灰岩淤泥壳质及不大的珊瑚礁体； 6a 同上但含有粗屑物质； 7. 较深水泥质和石灰质沉积；
8. 上泥盆纪岩层的露头； 9. 观察点。

生活在当地的生物系由各种 *Producicella*, *Atyris* 所组成，出现有小口角贝类，卷月贝类，以及 *Anathyris phalaena* 网状及枝状苔

蘇虫羣体，稍晚主要生物羣是由腔腸动物所組成并出現由四射珊瑚羣体所組成的特殊的生物礁体。

在盆地南部和东部历史发展曾經有某些相异。

由东部陆地带来的物质比西部相当多，盆地东部沉积物质較西部碳酸盐質較少，但就在西部早期弗兰建造末期沉积物也变的碳酸盐質較多，顆粒較細，有各种不同的生物生存，仅在弗兰建造末期搬运来的沉积物質重又增加，出現大粒的碎屑物质并且生物羣清楚地变为貧乏。南部剖面的生物羣并沒有表明存在过淡化的現象，这使我們認為在当时的南方曾經有过阿尔泰区和庫茲涅茨海区相勾通的海峡。

盆地中央部分一开始沉积有泥質、石灰質沉积物，含有丰富的底棲生物羣——石燕、小口角貝、苔蘚动物、三叶虫和珊瑚等等。但是后来，当着海区进一步扩展和并未加以沉积物质填充时繼續挠曲，因此在这里深度增大，并出現相对較深水的沉积組成的环境。形成微薄碳酸盐的細粒淤泥質沉积物，并且有机物含量增加，最后較为变黑色泥質頁岩，以及細粒泥質石灰軟泥。这种沉积物中几乎沒有生物羣生存，从一方面这可以解释为海底有层黏着性，另一方面可以認為这个海底地段曾經是非正常的气体环境(例如，底层水流富含二氧化碳)。在早期弗兰建造結束时在盆地中央区也曾經被带入較粗砾度的碎屑物质。在細泥質沉积物之間出現砂及粉砂，这些沉积物在后期弗兰建造的开始成为最广闊分布的沉积类型。

弗兰建造前期各种生物基本类羣在庫茲涅茨盆地海区的分布如图 3 所示。在图 4 A 及 B 表示在庫茲涅茨盆地北部两个不同的地质时期生物羣分带和分相的划分图。

特別有趣地是 *Cyrtospirifer* 一屬的分布，在整个盆地东部区内曾經分布过 *Cyrtospirifer schclonicus* Nal. 在西部剖面內沒有这种化石；而在海区西部主要是 *Cyrtospirifer achmet* Nal. 此种并分布在盆地南部和东南部，向北此种分布达到克拉皮溫 (Крапиенский) 古生代穹地，在該地区海相地层剖面的上部此种甚多。*Cyrtospirifer achmet* 是哈薩克斯坦的标准种，它們也經常在阿尔泰区

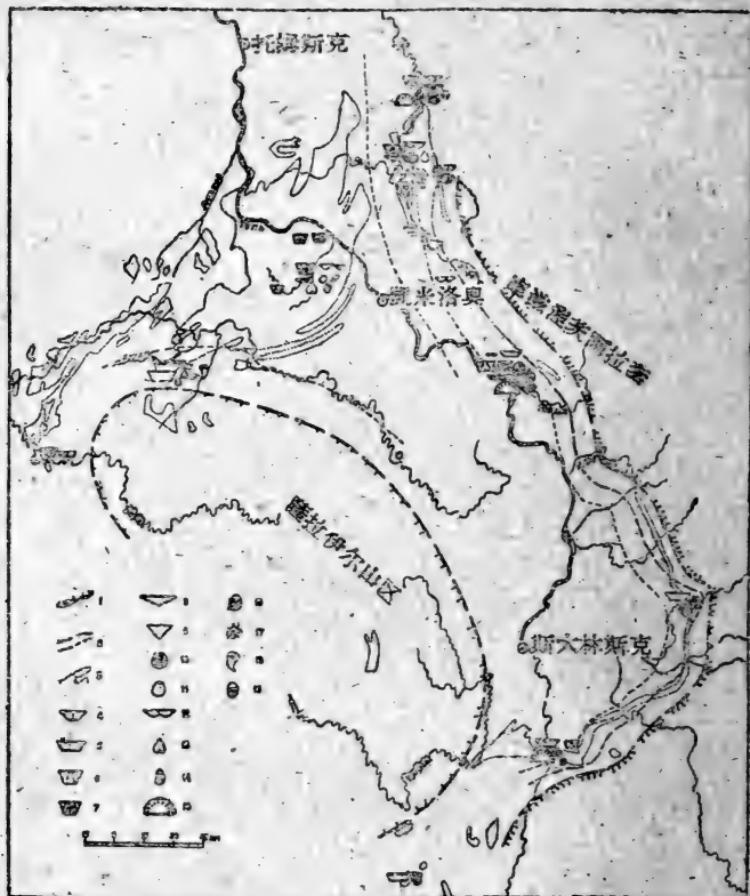


图3 早期弗兰建造后半段 (D_3^L) 库兹涅茨盆地海内腕足动物及其他某些最典型的属和种的分布图

1. 大陆界线； 2. 相带界线； 3. 上泥盆纪沉积露头； 4. *Euryspirifer cheehiel* (Kou); 5. *Cyrtospirifer, uchmet* Nal.; 6. *C. schclonicus* Nal.; 7. *C. rectangularis* (Peets) 和 *C. subanossogi* Kzon; 8. *Mucrospirifer abos* (Khalf); 9. *M. novosibiricus* (Toll); 10. *Atrypa waterlooensis* Webst.; 11. 细纹饰 *Atrypa*; 12. *Anathyris phalaena* (Phill); 13. *Nudirostra Isopoma* 和其他; 14. *Retzia, Rhynchospira*; 15. 四射珊瑚大群体; 16. 块状苔藓群体 (*Lioclema*); 17. 网状线状苔藓; 18. 四射珊瑚单体及枝状群体; 19. 三叶虫, 黑色表示淡水动物外形。符号大小表示化石数量多少。

发现，可能繁荣在浅海区的此种由两路进入到库兹涅茨盆地——由西北西方向（和其在盆地西部出现相联系）和穿过南方的海峡；

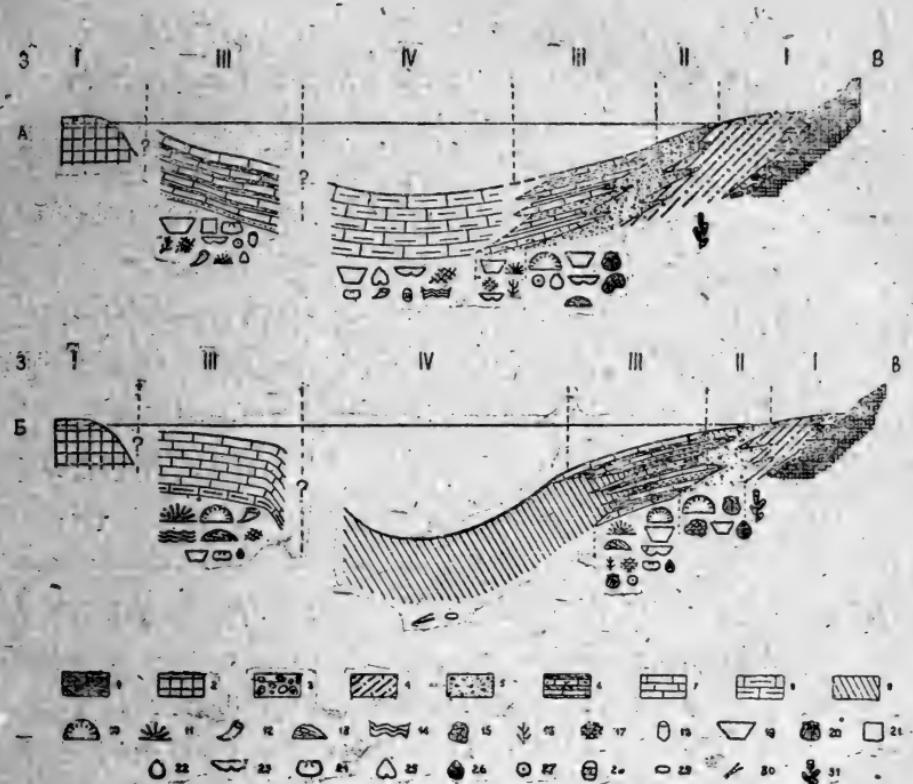


图4 早期弗兰建造的后半段库兹涅茨盆地北部海陆相积沉的关系图

A. D_3^{1a} 期 B. D_4^{1b} 期

I.—大陸; II.—近海岸; III.—浅海岸; IV.—远离海岸带。

1. 陸地
2. 低島嶼(?)陸地
3. 砾石
4. 卵石砂和其他紅色碎屑岩
5. 近岸海相卵石和石灰岩具砂砾
6. 砂泥質砂岩和泥質石灰岩沉积小礁体
8. 泥質灰質沉积
9. 細泥質稀有的情况下灰泥質沉积
7. 石灰質沉积和浅水沉积并含很多小礁体
10. 四射珊瑚块状羣体
11. 枝状羣体
12. 单体珊瑚
13. 床板珊瑚
14. 层孔虫
15. 块状苔蘚虫
16. 枝状苔蘚虫
17. 网状苔蘚虫
18. 海豆芽
19. 石燕
20. 无穴貝
21. 长身貝
22. *Athyris*
23. *Anathyris*
24. *Strophomena*
25. *Camarotoechia*
26. *Retzia* 和 *Rhynchospira*
27. 海百合
28. 三叶虫
29. 介形虫
30. 竹节石
31. 陸生植物化石

从南方它们进入到盆地东南部并向北分散，但并未能到达巴尔札司 (Барзасский) 区。同时土著 Эндемичные 类型的 *Cyrtospirifer barzassensis* Tyzhu 仅在巴尔札司区被遇到。*Cyrtospirifer* 属的完全是另一类型的种——*C. subanossofi* Pzon 和 *C. rectangularis* 却在远离海岸的地区分布。它们有小形較薄的壳子，以及細放射紋

低基面，看来这些 *Cyrtospirifer* 在水流动性不大时，曾适应于較黏着的沉积物，不論是 *Cyrtospirifer achmet* 或者 *Cyrtospirifer scheIonicus* 和它們都未曾共同发现过。

Euryspirifer cheehiel (Kon.) 是吉維琴¹⁾ (Живетский) 建造末期分布最广的种之一，在早期弗兰建造时不数量的种也曾被遇到，主要是在其东北部。*Mucrospirifer (?) mesacostalis* (Hall) 几乎分布各处。此属的另一种 *Mucrospirifer ales* (Khall) 个体較大，壳形横向伸延，为浅水地带最多，但也在远离海岸处遇到，然而小个体的 *Mucrospirifer novosibiricus* (Toll) 却局限于比較深水地带。在水流不大的环境下沉积的細粒沉积物中只出現有小个体的 *Cameroechia* 类——*Isopoma lummatoiensis* (Dav.) *Nadirostra formosa* (Schnur) 及其他。大形粗紋飾的 *Atrypa* (*Atrypa waterlooensis* Webst.) 仅生存在近岸浅水地带，在盆地远离海岸地带所找到的是較小形細紋飾的类型，例如大致被鑑定的 *Atrypa ex. gr. reticularis* L. *Anathyris* 主要是 *Anathyris phalaena* (Phill) 几乎在到处找到，但它們最經常地是在浅水沉积內。*Retzia* 和 *Rhynchospira* 二属的分布局限在近岸和浅水地带，特別大量的被发现于东部靠岸边緣地带，靠岸地带可能形成盐份的某些降低。

四射珊瑚和床板珊瑚的分布也非常有指示性，在海区某些远离海岸的部分，在細粒沉积中曾仅繁殖过小形单体珊瑚(*Barrandeophyllum (?) sp.*) 但是大形羣体 *Phillipsastraea sedgwicki* (M.-E. et H.) 及其他却是近岸地带的特殊生物，并且指出四射珊瑚的巨大羣体，常常是上述該种在弗兰建造初期曾分布在离开海岸地带的浅滩，但是生物羣总合却存在着差別——大部地区被层孔虫及其他腔腸动物占据着，很清楚，在这里差別并不决定于水流动的程度，水的流动性曾經大致一样甚至也可能在浅滩尚較大，而决定于被携带来的陆源物质，由于在近岸地带滩內經常出現陆浮物

1) эндемичные 在地理分布上限在較小区域的。 吉維琴建造——中泥盆紀后期 (Д₂).

質，水自然是渾濁的，但層孔蟲僅能生存在清水內，在淺水地帶內所決定的是具體的生存條件——水的流動性，水的清潔或渾濁以及底層的黏結性等等，而決定著單體和羣體珊瑚的生存，羣體的特性——塊狀或枝狀基本上被水的流動性所控制。

塊狀和大形枝狀苔蘚蟲羣體 (*Lioclema*) 几乎僅限於近岸地帶。在淺水地帶苔蘚蟲曾經特別繁榮和多種多樣，主要是細枝狀和網狀類型。在離開海岸地帶的，生存在軟地基上的是網狀苔蘚 (*Fenestella pioneri* Krasn., *Reteoporidra stellata* Krasn. 等等)。

在圖5上表示著在法門建造初期庫茲涅茨盆地北部化石羣分帶和分相模式圖。

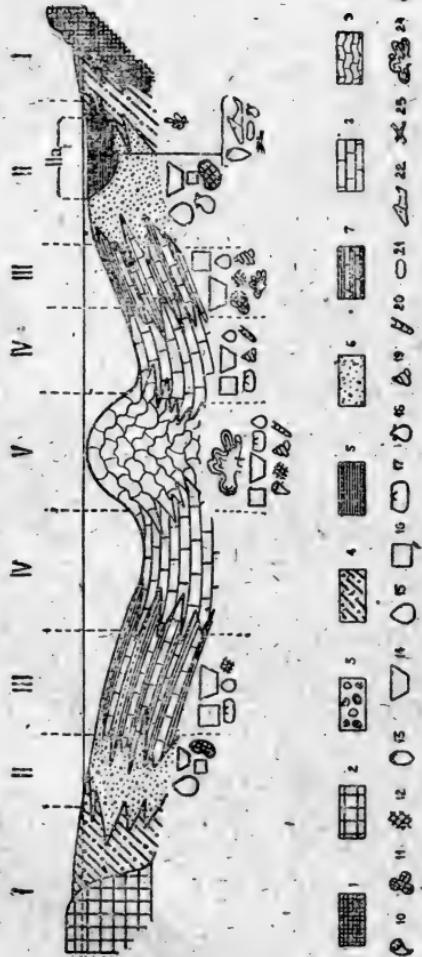


图5 法門建造初期虞茲遙茨盆地北部海陸相沉积的关系图

I—IV、同图4。V、开闢的海洋

1. 上升的陆地地层
2. 较低的分层少的陆地
3. 砾石
4. 红色砂砾砂泥质碎屑沉积
5. 细粒灰泥质和灰沙质沉积
6. 砂及灰质沉积物含砾石及细沙混合物
7. 灰质生物碎屑壳沉积灰泥质及泥质软泥和粉砂岩
8. 细粒和浅水碎屑沉积
9. 藻类造礁体
10. 四射珊瑚的单体和枝状群体
11. 块状苔藓虫
12. 网状和枝状苔藓虫
13. 海豆芽
14. Cyrtospirifer
15. Athyris
16. Plicatula
17. Strophomena
18. 鞭毛动物
19. 腹足动物
20. 鳖形虫
21. 介形虫
22. 鱼类(Bothriolepis)
23. 攀及钻的蠕虫(?)
24. 蓝绿藻
25. 陆生植物化石

莫斯科盆地图拉层大长身貝的生态、 古地理和地层意义

M. A. 魏尔霍维金諾娃

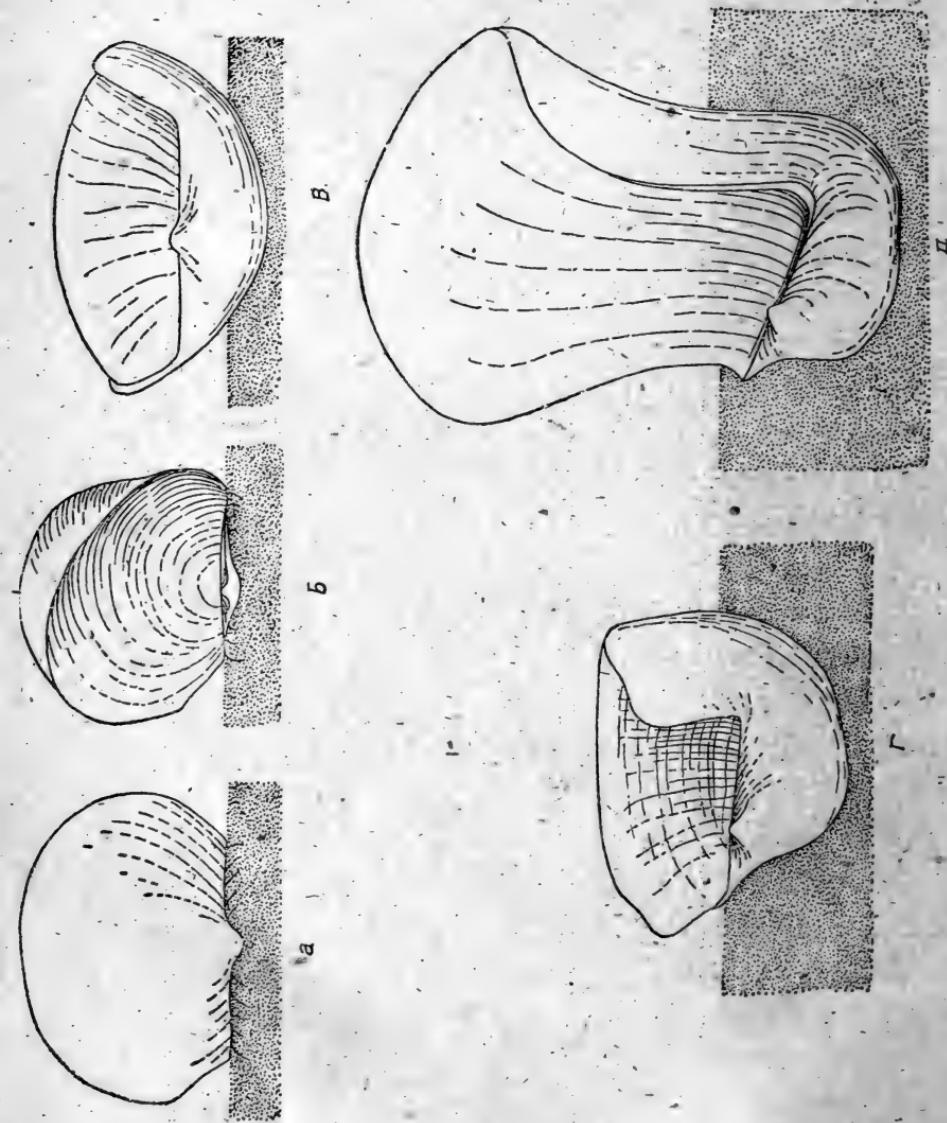
在实际資料的基础上推想 *Gigantella* (大长身貝)生活状态的模式图如下:(图1)

Gigantella tulensis Bolkh. 当在幼胚(在 Непионичная 也可能是在 Неаничная 期) 固着阶段, 由于曾出現过开口的三角孔可以証明它們曾經是借助肉莖固着, 肉莖也起着固着刺的輔助作用。壳的鉸緣上生长着一排(有时是两排)刺, 这些刺和鉸緣几乎成直角。当着壳形增长为前緣向上升起时, 这些刺变成为必需的, 同时壳的位置同固着的海底形成垂直位置(图 1-a, б), 这种壳的位置是淤泥沉积环境所引起的。

随着壳的繼續增长, 导致壳脱离开固着点, 以腹瓣向下平舖的落到海底上(图 1-в), 当着生物感到处于这种地位时, 很自然地在环境的影响下, 尽可能地努力来适应它, 因而两翼側部向上曲, 壳向前部伸延。这个部分向前大量的增长是由于沉积速度加快的情况下所引起的(图 1-г)。

在个体成熟的过程, 也可能是在老年期, 壳子变成如(图 1-д)所示。在这里我們可以断定两个現象: 第一是壳形一方面向前方伸长, 另一面在其边缘加寬成勺状, 这种情形特別表現在 *Gigantella tulensis* 族的 *Gigantella prigorovskiyi* 种上, 也清楚的表現在这个种上的第二种特性, 就是当着两侧翼向上曲之后, 两侧立刻变的細窄。这种变窄部分的作用是当着生物体向淤泥积物加以压力时, 它們在沉积物上起着壳子的支持作用; 由于在前部延长的关系, 重心轉移, 使貝壳在开始时以巨大的角度傾斜, 而后陷落到淤泥内; 以致使生物导致死亡。可以推測壳子在淤泥內所下沉的程

图1 *Gigantella* (大长身贝) 生活状态模式图(推想的)



度曾經达到了这种变窄的部分。

在上述意見的基础上我們斷然表示不同意繆爾-烏得(Мюир-вуд)的結論，他認為長身貝壳形的膝曲，必然導至向下生長，連續生長的片狀組織(Шлейфообразне продолжение)。

[本文節譯自莫斯科地質勘探學院集刊(Tr. Mgri). 12卷 1938]。

莫斯科近郊石炭紀長身貝類的形态、生态和演化

Т. Г. 沙里奧娃

(*Dictyoclostus*, *Pugilis* 和 *Antiquatoria* 屬)

莫斯科近郊材料給予新的、无可反駁的証明，就是長身貝類當活着的時候壳子是以腹瓣着地。有很多貝壳的腹瓣上有海百合柄節碎塊的印痕，或者是碎塊被包裹在壳壁以內。印痕和包裹體雖然在壳的其他部分也會遇到，但以腹瓣最凸的喙部表面為最多。特別是這種現象大量的被發現在厚壳的 *Dictyoclostus*, *Pugilis* 和 *Antiquatoria* 各屬。這些印痕在壳上分布相當多，有時甚至遮蔽住壳表紋飾的正常特點。在長身貝類的背瓣上，這種印痕及包裹體未曾見到。

當談到長身貝類的生活方式時，我應當再一次強調指出所討論的內容僅限於被研究的類羣。因為長身貝類按壳形，刺的特徵和排列位置等是極其多種多樣的；因此毫無疑問，它們曾經在盆地內佔據着不同的生態地區。

此外當研究這些生物的生活方式問題時，如果是涉及它們幼蟲游泳期和把生物生命的觀察僅局限在壳子產生的時期開始就不能不談到長身貝壳的具體的成长階段。壳形和紋飾等跟着生物不斷的成長，會有極強烈的變化，當然這和動物生活環境以及跟着變化的生活方式都有著聯繫。

極其清楚地描繪出長身貝類下列發展進程：在這種進程期間長身貝類曾屢次改變其生活方式，并由一種生態類型過渡到另一種類型（圖1），從生物發育游泳的階段開始，然後過渡到底棲固着的類型，最初是以肉莖，後來是以頂部的以及輔助的支持刺附着在海底上。除此以外，還局部着地，最後當壳子的個體和凸度增長以後這種固定的特性已經不能再支持動物體，它的鋸緣和喙部由固着

处脱离开来，动物体以腹瓣自由地变成为主要位置，这种位置是由它的重心所决定的。象这种自由偃卧并不固着在海底上的壳子，可以举出大长身贝 *Gigantella* 属的代表，除重心之外，并不借助于其他。

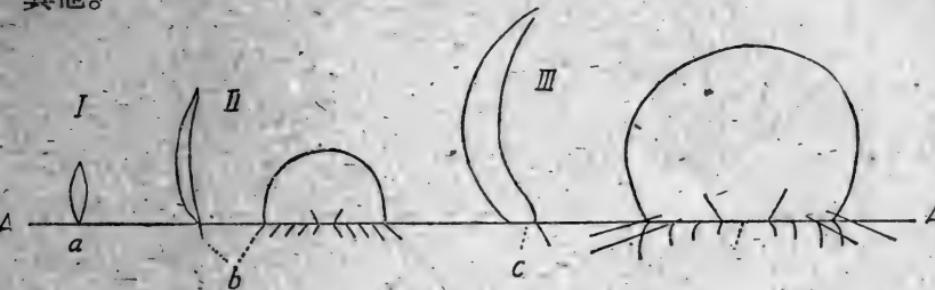


图 1 长身贝在早期个体发育位置图

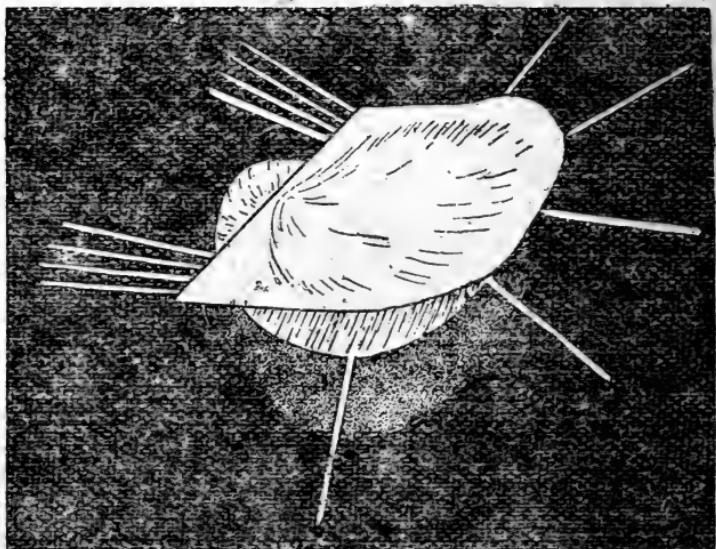
A—A 海底平面

- I. 以短肉茎固着
- II. *Chonetes* 期以边缘上刺固着 (b)
- III. 以顶部辅助固着 (c) 并以铰缘上的刺固着

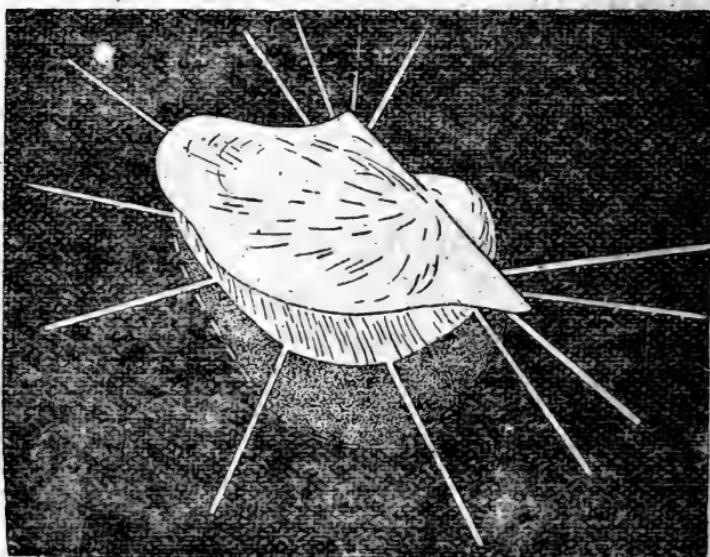
Semireticulatus 长身贝类在海底的位置不仅被重心所决定，并且多少要靠分布在喙部及腹瓣表面的协助调节和固着。*Diptyoceraspis* 的种 (图 2A) 在成年体主要支撑刺是两翼上的长刺和腹瓣上，前面一两排刺。这些刺伸延至壳外的远方，并借以支持壳子不陷入软泥内。正如长形滑雪板将人体支撑在松软的雪表面一样，可以根据腹瓣前端刺的分布，来判断该壳曾经有多少沉入到淤泥内。大概这些前排的刺总是位于近地表处。

看来 *Antiquatoria* 属沉入到底层内较深，特别是那些具有薄壳和薄板状组织的类型，例如 *Antiquatoria insculpta* 或者 *Antiquatoria costata* (图 2B)。此属主要的支持刺，除去腹瓣上前排以外，还用形成在两翼边缘上的弯刺。这些刺当动物活着时在海底作针状分布，随着增长新刺不断的出现，旧刺逐渐退居到后方，并且部分地被沉积物质掩没。这种现象特别激烈地表现在腹瓣上的刺。由于腹瓣在纵向上迅速成长，用腹瓣刺固着的时期要比用两翼上的刺固着时期短得多。

这种解释是壳在宽的方向的停止要比向长的方向生长较早，



A



B

图2 成年体壳位置图

A—*Dictyoclostus*, B—*Antiquatoria*

因此大概在成年壳两翼上的并未发生新刺。这可以由很多觀察來加以證明，在两翼上的刺總是比壳其他部分上的刺最长、最大，有特別巩固的基部。

Dictyoclostus 大厚壳类型如 *D. pinguis* 要比薄壳的 *Antiquatonia* 的类型的 *A. costata* 或 *A. khimenkovi* 腹壳前排的刺位于距边缘甚远的位置，更不用說比起 *A. serenensis* 一种来，該种腹瓣上无数的刺一直覆到壳的最前緣。这証明大厚壳的 *Dictyoclostus* 比薄壳的 *Antiquatonia* 要較少的沉入淤泥內。这同时可以由下列事实加以證明。*D. pinguis* 往往是产在沉积时代表現較硬海底的粗粒碎屑海百合灰岩相，而在泥質或泥灰質軟泥沉积內經常遇到薄壳的 *Antiquatonia*。

根据化石詳細对比海相地层

E. A. 伊萬諾娃

在 1948 年阿賴曾作出結論認為所有旧的地質上相适应(平行的)的方法都是有毛病的,其中也包括古生物方面,并且这些方法把美国現代地質科学带到了正象他所表示的“悲慘”状况。阿賴認為擺脫在美国已經形成的地質科学危机唯一的出路就是采用古生态学。虽然根据論文判断他对古生态学深刻和具体的內容尚且了解不够。

古生物学的(也就是生物学的)方法和其他的物理方法(其中有构造的和岩石的方法等等)之間的矛盾仅产生在理論基础的缺乏,和在研究地球及生物发展之間缺乏辯証的方法,所有这些隔絕孤立地企图建立地球历史的現象都不过是地球上地質和有机生命統一发展过程的各个不同方面之一。只有認識到他們发展上的对立和統一才可以解释这个过程的真实进程和获得更完善的研究方法。实际上地壳上任何的变化,不論是造山和造陆运动,都能破坏有机物和环境之間的均衡关系,而有机界本身却是生活环境条件的指示者,并将其自身遺传的变化固定下来。

生物体的改变是經常变化着的环境同生物互相作用的結果,在現有阶段的知識上可以被研究和描述。甚至当輻射現象存在时,生物羣不重复的演化現在成为非常清楚和易于了解。

在岩石学的研究方面我們還沒有充分的認識到不同地質时代的相似类型的岩石辨别的客觀范畴。虽然无疑地岩石发生史在历史上也是象生命发展史一样不重复。

研究生物同环境对立和統一上的割裂和孤立就是某些人認為“古生物的方法”进入死巷的原因和錯誤的根源。在米丘林生物学成就的启示下采用辯証的方法来研究生物同环境发展史上的对立

和統一，這才是我們應當遵循的道路。

生物和化石綜合的古生态学研究对于(1)詳細的地层对比和(2)恢复沉积形成环境給予基础。

各方面的专家根据化石羣的研究划分出莫斯科盆地中上石炭紀的地层界綫，其中主要是被研究生物的个体发生上的变化和个体大小变化，并解释它們同环境变化互相之間的历史发展。

忽略上述研究化石的任何一面不可避免地會导向錯誤。其中最常犯的錯誤之一，就是由于忽視了化石的个体发生史的研究所引起的化石分类单位不正确的鑑定。

当着描述化石时同样重要地是个体大小变化的研究。

最后在化石研究上必須的第三方面是确定种族发展的关系，也就是化石成員的历史发展关系。

当闡明生物羣种族发展时，如果在空間和时间以外，也就是脫离开生活环境及其变化，脫离开地質历史去进行研究，将不会是完全有价值的。其中应当特別注意的是在发展上对立面的揭露——不論是外部的(生物同环境之間)，或者是内部的(生物遗传基础和生存环境影响所发生的变化)的关系，因此研究莫斯科盆地的第二个重要方面就是同盆地化石研究紧密联系的生物生存条件和盆地历史細节的再造，这一切都是同岩石学家 И. B. 赫伏洛娃 (И. B. Хворова) 共同进行的。

这种工作的結果闡明各种海洋沉积物的分带空間分布，表明这些分带同相应的岩相以及由海洋一般特征所控制。

在時間上我們研究盆地的历史，表明在不同時間和地段上在同一个带，反映着相应的相的重复。每一个相沉积形成的物理-地理条件是：(1)盆地相对的深度；(2)相应的盐分；(3)气体系統；(4)水的流动性；(5)海底特征，反映在三个基本的沉积单元上；也就是：(1)它的岩性成份；(2)化石埋藏的特征；(3)生物羣的生态組合。所有这些单元都应当綜合研究，有联系的看待，因为孤立地去研究不可能得出沉积形成条件的真实图解。

当研究生物的生态类型时要区别为(1)一般的生态类型，也就

是各种生物的生态类别(例如底棲的,游泳的,漂浮的等)的数量关系,和(2)每一綱代表的生态特征,也就是其内部的适应特性。

当分析各个生态組合时必需記住除去首先开始的工作,也就是同生存的联系以外,在各个相中缺乏些什么类型也是被埋藏規律所决定的。例如很可能許多自由生活的小有孔虫曾經在浅海地帶生活过,但是它們不可能保存在这种水經常运动的地帶。因此几乎总不会在生物碎屑灰岩相內遇到它們。同一个海洋地帶的生物羣虽属于不同的盆地历史时期,却具有很多共同的古生态特点,这是因为生存环境的共同性所致。它們这些共同特点往往比較同一个地质时期居住在不同地帶的邻近生物的特点更多。

但是,尽管如此不同年代同一种相化石羣的詳細比較證明分开这些化石羣的时间在地质上却有着很大的意义。它們总是有所区别的,因为有机界不会停滞,它总要变化总要发展的。区别的特点可能不一,但它是同在两个相互比較的化石羣之間一段時間内历史发展进程的特征相联系的。

作为本質的例子举出两个发生在远距离,但厚度約 10—15 米的石灰岩沉积根据化石的詳細对比。一开始比較这两个地层的化石是在相似的岩石性质的区域內,因此他們的化石差別将仅是表現在不同的地质年代,而不是相的不同。

第二个地层的化石同第一个地层的化石存在有不同。其中缺少所有曾經在第一个地层內結束了生存的八个种。只有 *Choristites radiculosus* A. et E. Ivan 是例外,还有在第二个地层中零散的被发现;并且有七个新种首先出現。这样在这个岩石相表現一致的区域內两个化石羣接腕足动物在共同的 30—33 个种的数目内有15个种上的区别,現在轉而來談同时生存在一个盆地內,但生在不同的地段上的化石羣組合关系。为此我們來比較上述第二个岩层內分布在各个地段的化石羣,很清楚的可以看到在莫斯科盆地北翼出現的某些新种是盆地南翼同一地层內所沒有的。例如 *Chonetes lotesinuatus* Schellw., *Paeckelmannia rara* Ivan. *Avonia echidniformis* Grab. et Chao, *Choristites jigulinoides* Stuck, *Levicamera*

在两种情形下新种出現在盆地北翼及奧克斯克-青长垣带却在盆地南翼沒有出現。除此以外在北翼三个种繼續生存到第二个地层內，然而在南翼这些种尚在第一个地层沉积結束时就已經灭絕。在北翼及部分奧克斯克-青长垣地帶第二个岩层化石羣的特点是由于在这些地段上区域特点所形成并在上面我們曾強調过同南翼岩相上的不同。

一方面上述分析是化石在同一种岩层，不同岩相內的分布，另一方面比較同一种岩相不同地质年代的岩层，这就使我們划分出典型的主要生物羣以及区域的和其共生的生物。那些生活在整个盆地的各种不同岩相內的生物羣的种，可以被認為是对于划分該地层单位的主要的标准化石。

除去上述一些种以外，在各层內尚发现某些数量的其他共生的区域性的种，它們或表現在生态条件的(相的)，或表現在地理的区别，在后者之中也可能是分布在下伏地层某类岩相內的旧种，也可能是发生在該环境內的新种。

上述一切說明除去大量的生物羣以外，任何个别的或少量的化石都絕不足以作为地层詳細划分的根据。

瞭解到无论是否别的或者全部化石羣都是和生存环境和盆地发展历史密切相联系以后，我們在根据化石对比地层上应当有意的加以应用。当对化石羣及其相联系的岩相进行研究时越是詳細完全，那么对地层詳細划分越是正确。

每一层化石羣不重复的特性是反映着許多因素的結果，其中最主要的就是：(1)种族的演化发展；(2)生物各类是随环境而变化的与地质发展史有联系的，其分布的方向正是因为生物羣的存在，才使我們能进行地层詳細划分。对莫斯科盆地中，上石炭紀研究也就是建筑在研究化石羣，岩石和盆地地质发展史的基础上。

再者，包括在化石羣內的各类生物种族演化同其生活环境以及盆地地质历史的联系問題的研究得出生物地层学上的一个主要的答案，这就是关于沉积間断的問題，也就是关于地层单位的界綫

問題。

在莫斯科石炭紀沉积层內常常遇到沉积間斷，表現在岩石受到侵蝕或有砾石沉积。

由于岩性的类似，砾石本身可以有各种解释，所以只有按照包含在侵蝕面上部及下部岩石內的化石羣变化的特征，当研究生物发展时可以指出該侵蝕間斷是否区域性的，例如它是否仅占有南翼或者是更广大的区域分布，这个問題在个别剖面內岩石資料是不能解决的，同时表現在剖面上的岩性有时很少变化（例如三角洲沉积），局部的变化对于化石羣的改变影响是不大的。

在剖面中对于全部化石羣的演化进程发生相当巨大变化是在大的砾岩层上部，这个砾岩层按其岩石成份同卡什爾組 Каширский горизонт 内部砾岩层沒有区别的，但是如果我們比較全盆地的发育，象綜合剖面所表示的，那么立刻会相信根据这一层砾岩我們可作为划分卡什爾組和波多尔（Подольский）組的界限，它在莫斯科盆地內反映着各种类型的沉积物激烈的間断。一在广大区域内原生白云岩的沉积完全告以結束。也正是这种盆地的环境广泛的变化影响到各門类生物种族演化发展进程上的改变。就是这样，化石羣种族演化发展进程的变化反映着在巨大区域內盆地地質发展史的巨大变化。

再来举出莫斯科盆地中上石炭紀界線的一个实例，在中上石炭紀之交，同莫斯科盆地相当激烈的变化相联系，可以看到下列被研究各門类生物演化发展进程上不小的变化：(1) 絶大部分的类型絕灭在或者是被我們所划出的中石炭紀上界以内，或者是稍稍越过界線；(2) 发生了一系列新的种属；他們在以后得到了繁荣的发育 (*Quasifusulina*, *Triticites*, *Buxtonia subpunctata* Nik. *Choristites supramosquensis* Nik. 組及其他)；(3) 最后第三类是繼續生存下来完全沒有經過任何变化；其中有些是距他們所发生兴起的时期（界線附近）并不久，另一些却是生存过相当久的时间。

上述前两类生物的发展証明着生存条件的变化，这种同盆地历史进程相联系的生存条件变化越大，对于位于其中的各类生物

种族演化进程的反映就越是激烈，所观察到的第三类生物演化上的不连续性（这些生物在各门类都曾发现）指明了同世界海洋相联系的莫斯科盆地尽管经受了极大的变化，但盆地继续下来在中上石炭纪之交海洋并未离开莫斯科近郊低地，同时这里并未形成大陆。

当着同盆地起伏变化有联系的生物生存条件总的改变时，各门类的演化速度是不同的，在所研究的海盆地中反映生存条件变化最快的是有孔虫类，腕足类同苔藓虫同时经过变化，并且它们同有孔虫类几乎同时。

四射珊瑚比较相当慢的反映了环境的变化。

各门类以内的变化发生于不同的速度。

盆地的一般变化在各地段上可以有不同程度强弱的表现，虽然如此新种甚至发生在某些沉积变化并不激烈，因而还有旧生物群继续生存着的地区。这方面的例子我们可以举出盆地北翼吉维纳河北部中，上石炭纪的界线。在该地区 *Chorisites mosquensis* 族继续在上石炭纪初同新生物群共同生存下来。这是由于当地沉积岩特征同中石炭纪末相似的关系。

因此与地质发展史相联系的，各门类生物演化发展进程强烈的改变可以作为划分大地层单位界线的准绳。这里重要的事实并不是新种的出现，因为新种出现可能同迁徙或岩相有关系；而重要的却是生物各类演化进程的变化。

当着靠化石对比整个盆地各个地段的地层时，不应当把各个不同方面脱离了。地壳及其生命发展的统一过程，当着进行比较不同盆地内的地层时，这一准则仍旧完全有效；因此进行比较的不是化石名称，而比较的却是同被比较的盆地总的地质发展史有联系的，各门类生物在不同盆地内演化发展的进程。与此相反的是在我之中还常常有人企图把有时是完全另一种盆地类型的西欧地区所划分的地层加以延用。

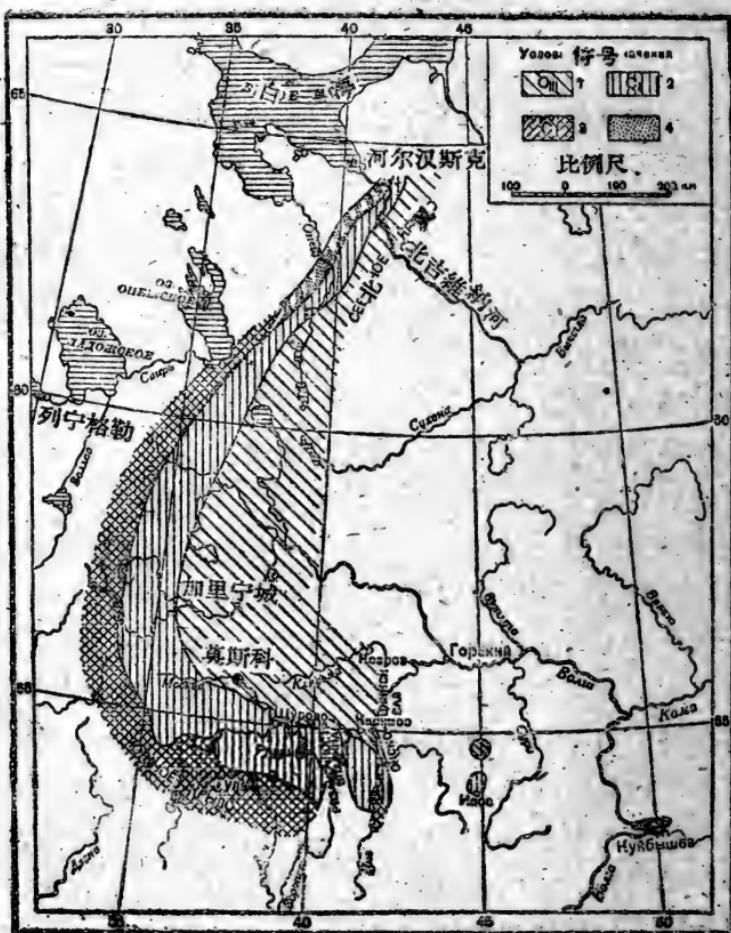


图1 莫斯科盆地內中上石炭紀地层分布图。

1. 正石炭紀地層；
2. 中石炭紀地層；
3. 下石炭紀地層；
4. 未划分的中下石炭紀地層。

莫斯科盆地中上石炭紀生物地層學概要

E. A. 伊万諾娃

當着我們研究具有其自己發展過程的生物界時，不應當脫離生存環境，不應當脫離生物彼此的相互影響。也就是說不應當在生物演化發展的生態特性以外去研究。當進行這種研究時，首先確定的問題是生物分布的數量。

對於任何地層的生態特徵來說僅知道化石種的成員還是不夠的。除去表現在種名一覽表上的化石數量特徵以外。還必須有關於每個種的個體數量的概念。生物成員的數量特徵在極大程度上取決於生物習性，因此在同一類種的成員內可以有非常不同的數量關係¹⁾。為了實現這個任務，我們曾經應用過對每個種的分布上的相對數量的計算法。在腕足動物方面這種計算法開始應用到一個區域內的中上石炭紀的各組（горизонт）²⁾內。後來這種計算方法被廣泛應用到不同區域的對比上。被應用到各組內各個層位的分布上。其結果，一方面在各別種的地理分布上，另一方面在其地層分布上都得到了有趣的客觀資料。

首先談到的是廣泛分布和大量遇到的種。數量計算的方法證明沒有一個種是均勻的分布，都是零星分散在某些擁有化石的層位內。

這種零星分散性無論是在鄰近的剖面相互之間，或者是在遠距離內同一個層位按化石進行對比時形成主要的困難。為了解決每個種的分布是同某些規律有關係的必然性，促使我們從生物發展的觀點，從生物的生存條件上來分析化石的分布。

1) 可參考 P. Ф. Геккер 著，古生态学概論第三章“采集”。譯者註

2) горизонт——可直譯為層（地質用語），但在地層學上，特別是莫斯科石炭紀地層劃分上原作者是把 горизонт 等于 ярус（譯組或建造）。譯者註

对于各方面进行分析，也就是說研究生物組合內每个成員的分布，我認為我們可以闡明这个問題的多方面，并能解釋在初看起來是不能解决的很多問題。

让我来举些例子；分布上的零星分散性往往是和此种生物相适应的一定岩相有联系。有时这种适应性，不仅表現在一个种上，也表現在同一屬的相近的某些种上，例如适应于中石炭紀属于盐份增高的盆地深水相白云質泥灰岩內的；經常有 *Linoprotuctus* 屬 (*L. starizensis* Ivan. *L. simensis* Tschern. 等)¹⁾。有时同 *Linoprotuctus* 屬在一起有 *Derbyia*, *Meekella* 等屬的某些种以及斧足动物。*Choristites* 在此种沉积中經常不會遇到（其他类型也是一样）。这可能指明并不是 *Linoprotuctus* 屬曾經很好的生存在盐份升高的盆地条件內，而是指明它們全都能經受得起这种条件，而 *Choristites* 屬的代表却是經受不起的。这种意見的証明是 *Linoprotuctus* 屬也能存在于 *Choristites* 屬能够生存的岩相內，但是 *Choristites* 屬曾經繁荣的发展过，并且排挤了其他的类型。由于这种情形当着对于 *Linoprotuctus* 各别的种作相的适应評价时，这并不是它适应于固定的相，也并不是它偏好于盆地內具有盐份升高的特殊相，而是它在其他的相內被更能适应的种所排挤出去。

在这方面也还曾經被闡明：一定的相适应性也并不是一成不变的种的特征。有时在其地質分布时期內常常有所改变。例如 *Chonetes carboniferus* Keys. 是标准的中石炭紀莫斯科盆地的化石。它一出現在莫斯科盆地南翼中石炭紀最底部維灵（Верейский）层就立刻形成为大量的分布²⁾。在最初发展时 *Chonetes carboniferus* Keys. 主要分布于泥灰岩相內。在泥灰岩內常常遇到它。（在其他相內它的分布是极少的）。它的这种生态特性在相当长的时期內都可以被觀察到，但当中石炭紀海浸来到，盆地曾經有过高盐份和深靜水的环境——維灵（Верейский）期，卡什尔（Каширский）期和波多尔（Подольский）期 (C_{II}^1 , C_{II}^2 , C_{II}^3)，大約在木雅科夫（Мячковский）期 (C_{II}^4) 的开始这个种还能在各种岩相內遇到。在上石炭紀

1) 2) 参考 Р. Ф. Геккер 著“古生态学概論”第 21 图。譯者註

的开始莫斯科盆地的南翼曾经发生过激烈的沉积变化，而我們仅在泥灰岩內重新又发现 *Chonetes carboniferus* Keys; 其后它完全灭絕，并且在莫斯科石炭紀奧发洛特霍夫(Омфалотрохов)层內已經再不会出現。如何来解释这个种在相內的各种反应呢？我們認為只能从达尔文种的起源的观点来找到这个現象的解释。种如何发生呢？由于自然选择它是最适合于当时的生存条件，首先是最适合于此种相。所以在演化一开始該生物对于相条件的改变反应极

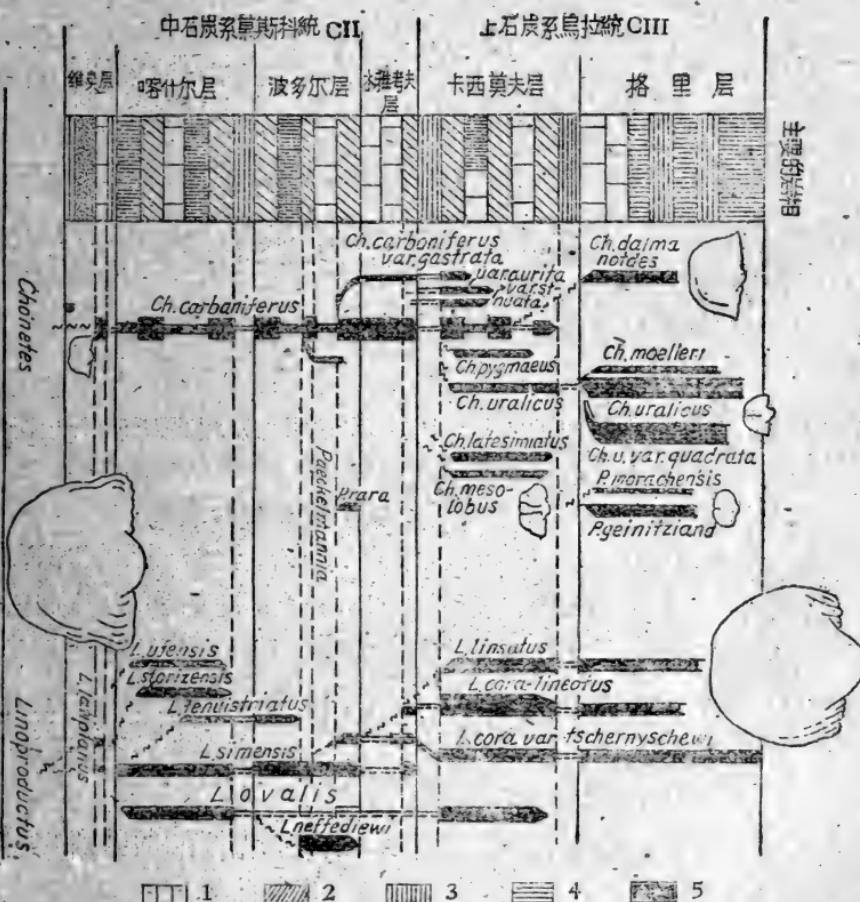


图1 莫斯科盆地南部中，上石炭紀 *Chonetes* 和 *Linoprotodus* 种屬的地層和相的分布圖。

1. 石灰岩； 2. 泥灰岩； 3. 白云岩； 4. 黏土； 5. 砂。

縹的闊度表示化石數量的多寡。

強；它仅适合于一种相，后来由于自然选择才出現了适合生存在不同相的該种。这样一直繼續到還沒有任何新生物在其生存的主要相內对它加以排挤为止。因此我們看到 *Chonetes carboniferus* Keys. 当中石炭紀时曾經逐漸适应于各种不同的相。在上石炭紀的开始，环境条件曾經強烈的改变，在盆地內出現过一系列的新种，这些新种曾經将 *Chonetes carboniferus* Keys. 逐出于非泥灰質岩相；使它仅保留在泥灰質岩相內。最后連在此种岩相內該种也被 *Chonetes mesolobus* Norw et Pratt 种排挤了出去。

也可以將石炭紀南翼（莫斯科盆地）分布的撒馬尔（Самарский）¹⁾ *Choristites* 組的分布特征算作在分布上“零星分散”的現象。已知撒馬尔 *Choristites* 組 (*Choristites trautscholdi* Stuck.) 在南翼出現在波多尔中期，并迅速达到了繁榮阶段，然而当木雅考夫期的到來，他們就完全灭絕——在此期沉积內沒有一个該組的种曾經再出現过。当傑古里費林 (Тегулифериновий) 期时在南翼大量的撒馬尔 *Choristites* 組又重新出現。最初不能解釋此种現象。研究盆地南翼以外的地区，对此問題才有了启发。在奧克司克-青长垣地帶的木雅考夫沉积內撒馬尔 *Choristites* 却常常被發現。并且也在德維納(Двина) 河北部的木雅考夫层內找到該类化石。这表示在北翼以及奧克司克-青长垣地帶木雅考夫层的沉积要比較南翼木雅考夫期的沉积在相環境上更相似于波多尔期的沉积，因此在南翼木雅考夫沉积內，撒馬尔 *Choristites* 的絕跡，以及重新出現在較新的傑古里費林层的現象可以作如下的解釋：在盆地南翼撒馬尔 *Choristites* 組的代表当波多尔期曾經生活在靜深的盆地環境內并且泥灰岩相在当地占主要地位。木雅考夫期开始这里曾經有过激烈的相变。它們不能生存在新的条件下，因而灭亡，但在北部，在奧克司克-青长垣地帶这种在木雅考夫期开始的激烈的相变并未发生，所以撒馬尔 *Choristites* 的代表在这里繼續生存下来并进行了演化。随着傑古里費林期海浸的到来，在南翼重新出現了

1) 名称来源系根据位于伏尔加河上的撒馬尔城，現改名为古比雪夫城。

同波多爾期海相相近似的环境，因而撒馬尔 *Choristites* 重新又迁移到南翼来，然而这种重現 (Рекуррентная) 的类羣已經不能保存以前原有的种的成員，因为当它在南翼沒有出現的期間，它曾經過了演变，所以同波多爾期比較在南翼傑古里費林期重新出現的已經是另外的种及其变种。

莫斯科盆地中石炭紀上部标准的 *Choristites mosquensis* Fisch. 組也是有趣的例子，这一組出現在莫斯科近郊的卡什尔层，逐渐发展，并在波多尔末期达到了繁荣阶段，并排挤了从前的 *Choristites priscus* Eichw. 随着木雅考夫期的轉变它还繼續生存下来多數的种，木雅考夫末期，当着环境改变成为較頻繁，較激烈时 *Choristites mosquensis* Fisch 出現了某些变种。但是当傑古里費林期的到来，这一組的全体代表在該期沉积內并未繼續生存下来，并且已經全部灭亡。在同时的北部德維納河地区这时并没有經過这样激烈的相变，所以 *Choristites mosquensis* Fisch 甚至于标准的种都随当时的环境而轉移到傑古里費林层內。但是这种事实并不能由于 *Choristites mosquensis* Fisch 作为中石炭紀标准化石的意义有所減少。在德維納河地区的北部上石炭紀的条件下它們至多不过是遺子 (Суперститовая) 类型在鑑定地层年代中并不起标准化石的作用。在这里再強調一次当鑑定地层年代时絕不能以任何一个种或者甚至是一部分种为滿足，而必須是把全部化石羣組合計算在内。

很自然地会产生这样的問題，在盆地的北翼中石炭紀的各組 (горизонты) 地层是怎样被确定的。为完成此种任务曾用过那些标准？当确立各个組时，主要的标准就是化石羣演化发展一般的进程。特別是 *Choristites*。

例如沿着德維納河的北部在剖面較下部找到的是 *Choristites priscus* Eichw. 种的稀少的代表同 *Choristites mosquensis* Fisch 組共同在一起发现，以及 *Choristites trautscholdi* Stuck. 組个别的代表。这个 *Choristites* 演化期相当于南翼波多尔組建造的时期，再向上的层位內 *Choristites priscus* 組灭絕到只剩下其余两类，在此

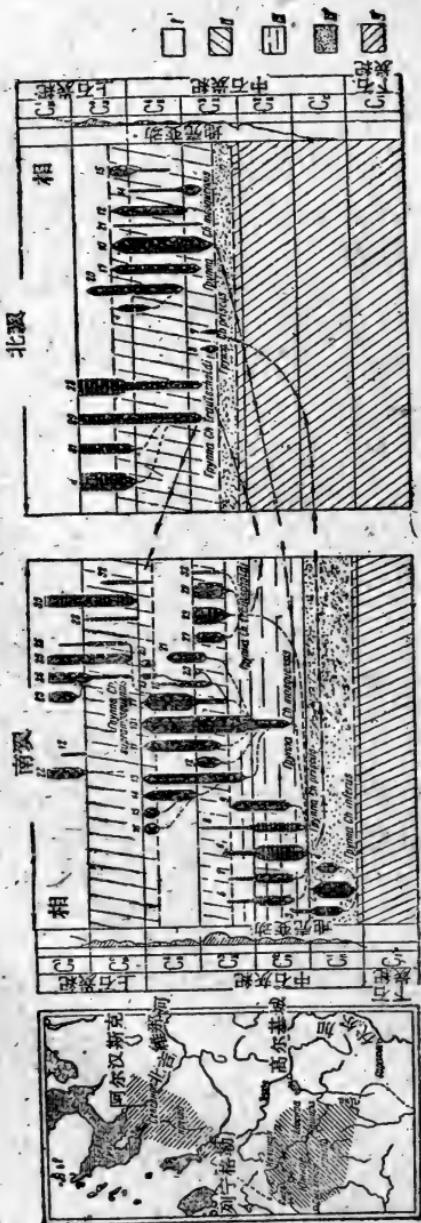


图 2 莫斯科盆地腕足动物 *Choristites* 属的发展和分布图

- 种的相对数量用黑线宽度表示
- 实线表示不同种类的联系
- 点线表示假設的演化系統关系
- 箭头示迁徙方向
- I 石灰岩(具有洋流的开阔海盆地沉积)
- II 石灰岩与泥岩交互层
- III 白云质, 泥质和灰质岩石交互层(高盐分盆地沉积)
- IV 沙泥质和灰质的交互岩层(近海岸沉积)
- V 砂岩, 砂页岩和无沉积物(大陆期)

时 *Choristites mosquensis* 組曾經极其繁荣地发展，同时 *Choristites trautscholdi* 組也沒有經受特殊的改变。

Choristites trautscholdi 組的出現是在沒有激烈的相变的情形下，我們根据 *Choristites mosquensis* 組的发展阶段，有充分的根据可以把这个地层和木雅考夫組建造作同时期的地层对比，再向上为不厚的砾岩代表着盆地的不稳定性，我們在此地层內看到新阶段的生物：*Choristites trautscholdi* Stuck 組旺盛的发展，但是繼續生存下来的 *Choristites mosquensis* Fisch. 在这里却是遺子的类型。我們可以把这个地层認為是傑古里費林建造。根据 *Choristites* 属的发展所得到的材料，同腕足动物其他类别的发展曾經进行过对比。

根据莫斯科近郊石炭紀的材料自然地得出結論是盆地环境較小的变化（盐份深度的变化，水流速度的增強或減弱等等）所引起的只是生物个别种的灭亡和迁徙；而并未带来属或者更大的分类单位的全部灭絕（在水平方向）。

在相似的相的条件下化石具有相似的面貌，例如莫斯科盆地的波多尔組和傑古里費林組；虽然現今我們并不总能解释各种特征的意义。但是不同时代的化石羣在种的成員方面是有所不同的，虽然是重复出現的生物，但并不能具有象以前完全一样的面貌。

另一方面同年代的同一层的不同的相，具有不同的化石羣——有时甚至并不含有任何共同的种。这种現象在对比不同岩相的地层时，成为极大的困难。例如在莫斯科盆地內主要是在中石炭紀地层內，从波多尔建造开始遇到在夹层內的斧足类-腹足动物的岩相，夹层往往完全由此二种生物所构成。和它們相近的只有同一种相內的地台上的下二迭紀沉积。

在莫斯科近郊的中，上石炭紀內几乎在各类占主要地位的腕足动物中都具有“种形成的加強”时期，当此时期遇到的是拥有易变特征的极其大量的个体。在这些大量的个体內可以分出某些极相近的类型，但是总会发现在其差別方面的过渡类型，在这种情形下形成如达尔文所說的“种簇”（“Пучки видов”）在这里自然界替

我們保存种形成的各个过程。这些种簇彼此互相联系，并可以在下一阶段的沉积中形成很好的独立的种，或者是另一种情况完全灭绝。在莫斯科近郊石炭紀中可以指出这种种簇，例如在 *Chorisites*

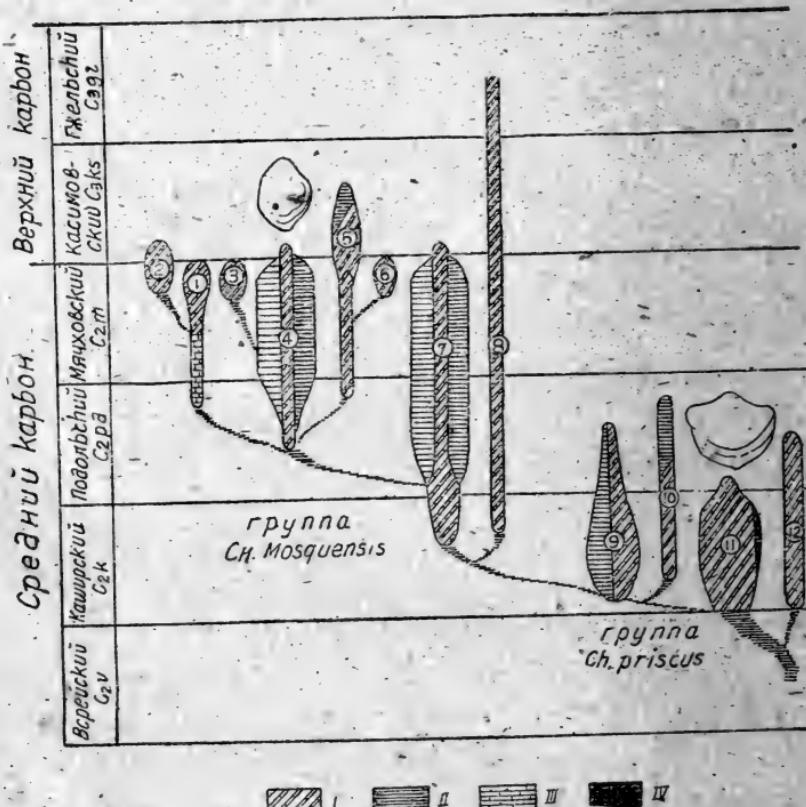


图3 莫斯科盆地中上石炭紀 *Chorisite*'s Fisch. 两属組——*Chorisites mosquensis* 組和 *Chorisites priscus* 組的系統分类和所属相的圖
I. 粘土岩与石灰岩的互层； II. 有机-碎屑质石灰岩； III. 石灰岩碎屑； IV. 白云岩。

1—*Chorisites loczyi* Frcksem, Chao; 2—*Ch. loczyi* Frcksem Chao;
var. *transversalis*, A. et E. Ivan.; 3—*Ch. tashenkeensis* A. et E. Ivan.;
4—*Ch. mosquensis* Fisch.; 5—*Ch. Mosquensis* Fisch. var. *solida* A. et E.
Ivan.; 6—*Ch. mosquensis* Fisch. var. *longiuscula* A. et E.
Ivan.; 7—*Ch. sowerbyi* Fisch.; 8—*Ch. densicostatus* Ivan.; 9—*Ch.*
radiculosus A. et E.Ivan.; 10—*Ch. n. sp.* 2; 11—*Ch. priscus*
Eichw.; 12—*Ch. uralicus* Leb. var. *breuicula* A. et E. Ivan.

摘自 E. A. Ивановой 1949 б. 的著作中

发展历史中：卡什尔期的 *Choristites priscus* Eichw., 及波多尔期的 *Choristites mosquensis* Fisch. 和 *Choristites trautscholdi* Stuck. 以及木雅考夫期上部第二次出現的 *Choristites mosquensis* Fisch. 再向后此組生物已經灭亡¹⁾。我所談到过的这种种簇是同大量的个体相联系的。在中石炭紀上部和上石炭紀的底部 *Chonetes carboniferus* Keys 一类也是如此²⁾。

可以指出这种強化的发育阶段在各类生物中是不相一致的，在这方面同腕足动物最相近的是紡錘虫。正如 С. Розовская 研究所指明的：*Triticites* 屬在木雅考夫期仅有个别的代表，其广泛的发展是在傑古里費林期。这一屬的此种发展証明着在莫斯科盆地石炭紀底部的界綫正确的划分是主要以腕足动物的研究为基础。

四射珊瑚具有較慢的发展。正如 Т. А. Добролюбова 的研究所証明，傑古里費林下部四射珊瑚同木雅考夫期沒有任何变化，甚至于还稍有貧乏。四射珊瑚的新种出現是在傑古里費林中期。如果仅以珊瑚化石为基础来划分上石炭紀的界綫，就必须把界綫升高 20 米。因此地层界綫是生物羣不断的演化发展进程中的人为的划分，应当是有条件的被采用。因为生物羣在条件的变化下有不同的区域性，所以在各类生物发展的各个阶段上当然也不会一致。如果想在不同种类生物的发展基础上去寻找共同的地层界綫这将会是徒劳的。只有当海相沉积岩系具有間断的情形下这才会是可能的。莫斯科盆地中、下石炭紀的界綫是很好的例子。最强烈的間断的出現只有被各种类生物演化进程的中断所指明。在这种情形下地层学和岩石学的研究可能是不充分的。

莫斯科石炭紀的生物地层学研究历史又一次証明着生物地层学对于地質学家是多么有利的武器。在我們知識的現阶段詳細的地层对比的可能性是建筑在全部化石羣上，并不是建筑在个别的

1) 参考 Р. Ф. Геккер 古生态学概論图 25。(据原著者)譯者註

2) 参考同上一书的图 21。(据原著者)譯者註

化石上，所謂标准化石上。

一般生物類羣在各地是与岩相密切联系着的。因此今后对于莫斯科附近石炭紀的生物地层学研究，应当是深入到研究生物生存环境的方向上去——是在物理—化学的（岩石学）方面和生物的（古生态的）方面。这些材料也就使生物羣的变化（它們的演化）有了深入的研究。

研究生物羣的演化可以得出生物地层学的基本范畴，全部生物地层学的对比基本方法是建筑在生物羣演化的意义上，虽然并不是总称其为演化的方法。

只有当着知道了生物发展的进程，我們才可能在远距离內对比同年代的含有不同种的化石，因此越是对生物演化有基础和深入下去，生物地层学的收获也将会越正确。

論生物界演化阶段同地壳 演变过程的联系問題

E. A. 伊萬諾娃

現存地質年代表为划分地球历史，是运用生物界演化的阶段。根据斯特拉霍夫 (H. M. Страхов) 的意見¹⁾ 認为在生物演化阶段同地壳主要发展阶段之間应当是某种平行的关系，也就是時間上的調协关系。但是它們彼此之間究竟相符合到如何近似的程度，一直到現在还是不清楚的，虽然这个問題久經討論其中也包括第十八屆国际地質学会²⁾，很多人認为这种相符合的关系是不會存在也不会有的。

生物界同地壳史之間的联系問題当討論所謂“灭絕問題”时特別引起尖銳的爭論，許多在細节上有差別的假說都認為“灭絕的阶段”是由于地壳构造运动所发生的各种共同原因的結果。例如海陆变迁，气候变化，水下及陸上火山爆发和碳酸气的分泌等等。

生物界在发展上的爆发或演化，同地壳变动現象的联系也曾被討論：例如有些学者研究了脊椎及无脊椎各門类发展的进程，得出結論認為生物界在发展上的爆发同造山作用沒有直接的联系³⁾。这些学者中的很多人并不否認由于地壳变动的影响使海平面的降低同其他环境上的地区变化都可以在生物演化上具有重要的意义，甚至可以作为局部地区某些类别絕灭的原因。由于这种方式所解放出来的生态区域被新的生物所占据因而产生強烈的輻射現象。

1) H. M. Страхов, Основы исторической геологии, 1948.

2) Earth movements and Organic Evolution, 1950; Proc. of section L. Internat. Geol. Congress. Report of the 18 Session Great Britain, 1948.

3) L. G. Henbest, G. G. Simpson, et al., J. Paleont., 26, No. 3 (1952).

研究俄罗斯地台中，上石炭紀化石羣的发展^{1,2)}使能闡明化石羣的变更。并进到生物变化同环境变化的联系問題，下面簡述这一工作的某些結論。

曾經被我們指出在各門类生物中每一新种的出現大多是在生活条件发生变更时，当确定新种出現的时间时我們并沒有同从前所定出的地层界綫相联系，这样作会是錯誤的根源，因为在我們的

任务中，除去所有其他任务以外同时也加入一項批判性地去审查这些界綫。分析我們的資料使能定出俄罗斯地台中，上石炭紀生物羣发展上至少可以有三組基本的形态形成因素是受地質历史上环境变化的各种特征所控制（見第1图）。

第I組，生物生存条件的变化是在空间內也就是在同一个地質时期内，由一个相带过渡到另一个相带。在这种情况下形态形成仅发生于各别的生物代表。在某些情形下当着条件重复变化时在相近的种內

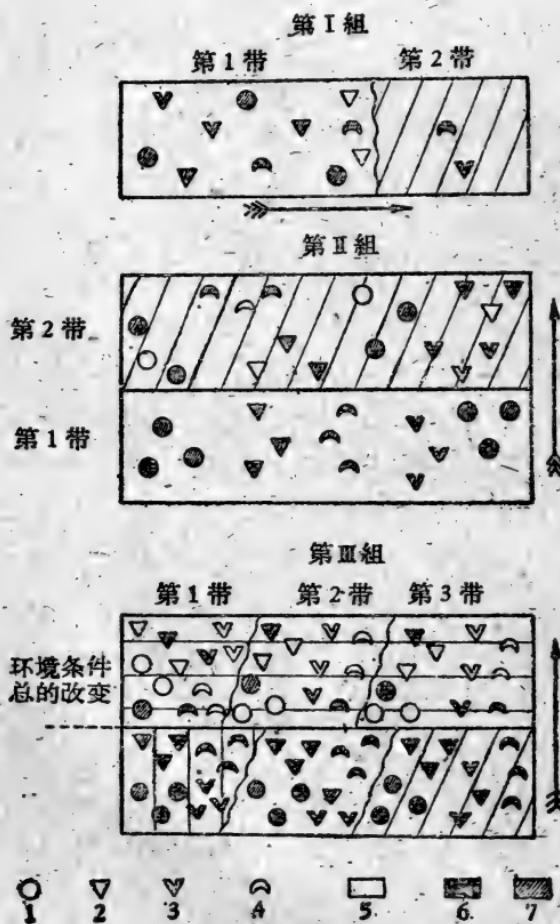


图 1

1) И. В. Хворова, Тр. ПИН АН СССР, 43 "1953".

2) Е. А. Иванова, И. В. Хворова, Тр. ПИН АН СССР, 53 "1955".

产生类似的形态变化，但这种变化并不超出种的范围，例如四射珊瑚 *Bothrophyllo* 属的一些种。当生存在特殊的自然环境内时其骨骼构造简化。第Ⅱ组因素是当着在莫斯科盆地海的历史上，在相当大的距离上，产生并长期存在过新的相环境时。在这种时期内形态形成发生在生物的不同门类并且也会发生在同生物群落方面没有联系的类别内，例如类似的形态形成曾经在波多尔世中期，特别是在木雅考夫世初期当广阔的浅海相在大面积上形成时，在此以前这里曾经长久是深水地段。

在当时该地带几乎在所有被研究的各大类中（有孔虫、珊瑚、苔藓虫、腕足、海胆、海百合）都产生过一系列的新种（和新属）。这种类型的形态形成使我们可以发现某些新种的典型的适应特点，每一类生物都找到他们同环境在变化上的解决途径。为了说明这些我们把产生在浅水条件下的新种属的形态特征，与曾经生存在其他环境的其他祖先特征加以比较：如腕足动物 *Teguliferina* 属发生管状突起，并以其帮助将壳固定在附着点上 (*T. miatschkovensis* Ivan. 同 *Oxovensis* E. Ivan. 比较)。苔藓虫类出现了较粗状的骨骼 (*Archimedes peskensis* Sch. Nest 同 *A. tenuato* Sch. Nest 比较)；四射珊瑚的种具有更复杂更坚固的骨骼 (*B. conicum* Trd. 同 *B. pseudoconicum* Dobr.; *Amygdalophyllum ivanovi* Dobr. 同 *A. monoseptatus* Dobr. 作比较) 等等。

第Ⅲ组的因素是同海洋环境以及附近地区普遍巨大的变化，以及巨大地质历史阶段相联系，形态形成与此种因素相联系因而出现在所有各门类生物并出现在各种生存地点。在环境变化影响之下由于生物的遗传基础不一，所以会有不同的反映，并表现出演化上的不同类型和方向。有个共同的特征是在这情形下被发现的。在某些情况下新种的出现是在新相环境来到之前，而不是来到之后，也就是尚在先前的沉积循环的时间内，这现象可以在靠近卡什尔和波多尔二建造之间或波多尔同木雅考夫二建造之间发现。常常首先最早出现的是有孔虫类，各门类新种属出现在不同的时间内是同这些生物特性有关。这一组生物的“形成”经常是

属于下部建造的，先期沉积循环的一、二个岩层；因而相对地时间并不过久。

在較大的时期内“形成”的动物羣占据有較大的地质历史阶段——統，例如：有孔虫类的 *Protriticites* 同 *Quasifusulina* 出現在上石炭紀界綫以下数米的木雅考夫建造內。与其同时出現的有上石炭紀的腕足动物（由 *Marginifera carniolica* Schellw. 发生 *Marginifera borealis* Ivan.，由 *Linoprotuctus cora-lineatus* Ivan. 发生 *Linoprotuctus tschernyschwei* Ivan.）等。重要地指出这种标誌着开始阶段改造的生物羣——无论は較大的（在上石炭紀的开始以前）或較小的（每一个建造开始之前）新生物成份的出現根据被觀察的沉积条件是发生在当盆地条件相近的前一个时期及其在結束的沉积阶段。例如根据形成条件木雅考夫末期的沉积，同中石炭紀相应的海洋地帶其他沉积并无不同；在此时期內俄罗斯地台上并未发生任何巨大的古地理变化，此时期既不符合于地壳变动时期，也并不是在地壳变动之后，而却是在变动以前。同着大面积的古地理变化相联系的，受相当大的造山作用所控制的巨大的海洋盆地环境的改变是在俄罗斯地台上发生在上石炭紀海相生物新种出現稍后时期。发生在波多尔期和木雅考夫初期海洋盆地比較大的改变也是比新种出現时期稍晚。

在俄罗斯地台上石炭紀海相生物羣新种出現比盆地內沉积条件改变較早的現象并不是仅有的例外。用这种观点来研究整个地球上生物发展的历史，我們可以找到很多类似的例子，也正是以这种現象來解釋所謂存在于地質系統之間的“过渡”层，以及所謂各地层单位之間的界綫爭論。最初各层系之間的界綫是根据某种清楚的顯明沉积来更替，但这种沉积也常常伴随着殘留的过渡。在很多情况下当后来深入細致的研究化石时，認為应当划在位于一般公认的原地层界綫以下，并且按岩石性質同下面地层相近，化石羣成份却属于上部的，較新时期。的例子可以举出我們的馬列夫克-木拉也夫宁組或西欧的爱特林层，这些岩层最初属泥盆紀后来又归入石炭紀；俄罗斯地台上及烏拉尔区的石炭二迭紀之間的

“Schwagerina 层”。侏罗白垩紀之間的梁贊层，北美和西伯利亚地台上的奥陶紀与哥德兰层之間的地层等等。属于这一类現象的还有中石炭紀巴什基爾組的化石羣；是在广泛的莫斯科期海浸以前出現的。

这些例子說明了在地球历史內大的地質变化之前，新的大生物羣中的个别种属先出現在正在結束的前一大沉积循环之內的現象不止一次的被觀察到。这种現象是不会同局部地区的原因有联系，因为它表現在各种不同的相帶内并且是在相当巨大的地区。

因此当着海相生物开始較大的变化时，这些变化导致整个生物羣綜合体的改变，同一般流行的意見正相反，这种变化的开端并不是地壳变动以及跟随而来的海水进退的結果，而是在上述現象之前，据我想应当是同一个因素既作用于地壳生命也作用于有机界，在此情况下有机体可以同环境变化同时有所反应，但是我們還不会分辨古沉积物上所表現的是那种环境变化？

根据一个現代的假說——决定地壳发展的深处的作用是同放射性原素向地表迁移以及它們不同程度的聚集有联系¹⁾，放射性原素的影响尚在被它們引起地壳变动之前就能够找到有机界——这个极易感觉的反映体，并且引起它們演化发展上的变更，这种放射性能（原子分裂），或者某些其他的物理因素的影响是否曾經存在，我們所知道的尚且不够，但是引起地壳变动的強烈的因素不能不对生物界发展上有所影响。

地球内部的作用表現越大，那么同时反映着生物界发展上的变化也就会在更广的地区出現。在各别的地質历史时期内这些因素可以触及到全球上的生物界，但是由地壳深处的作用結果所引起的地壳变动却不能是全球性质的。

当然上述意見仅是假說，但假說却能給我某些問題得到了回答，并指出进一步研究的方向，由此假說出发可以解释为什么在一

1) В. В. Белоусов, Основные вопросы геотектоники, 1954.

些地球历史的轉折点生物演化方向变化較強，在另一些情形下較弱，这是同深处作用的强度有关，并且表現在后来的造山作用强度上；并可以解释在“平行”发展的过程当生存在相近似的环境下的有亲緣关系的生物类别，只有在共同的因素——放射性影响下会形成相似的而彼此互相独立无关，同时也找到对于很多生物类羣在絕灭之前极度繁荣的解释，以及在某些时间內巨大的个体，也可能同造山相联系。最后在地球历史內每次造山时期可能是本質上不同的放射性的(物理的)因素曾經有过作用，也可能每次对生物的反应不同，因此生物在每个地質历史內也有其自己的特征。

在地史中的各种变化——从生物彼此互相作用而改变开始，盆地深度的变化，其盐份变化等等，一直到地壳的巨大变动——都在各种不同程度上反映到生物界的演化上来。同其他因素在一起还有放射性的影响。一直到現在它还在作用着和影响着，当研究生物界演化时我們不能置之不理。

烏拉尔上古生代碎屑岩系的 古生态学研究的經驗

C. B. 瑪柯西莫娃 和 A. И. 奧茜波娃

被研究的上古生代尤萊贊 (Юризан) 区海相沉积岩系的基本特点是：(1) 区大的厚度(超过八百米)；(2) 在它的沉积成分中几乎没有石灰岩；(3) 极其貧乏的生物羣特別是底棲的生物羣；(4) 单調的生物羣有着不多的种；这些种属于两个——菊石和鸚鵡螺；(5) 动物羣受排斥的特性。

即便是具有最多种的菊石代表——曾被瑪可西莫夫 (C. B. Максимов) 专门研究过——在这里生存条件也是不利的。

从化石羣在岩石剖面图上的位置(图1)很好地說明了一定的化石类型是和一定的岩性休戚相关的；菊石、鸚鵡螺和瓣鳃动物到处都与泥質岩石相关，而紡錘虫、苔蘚虫、海百合、腕足动物和珊瑚則和有机碎屑岩的透鏡体有关。海綿仅出現在泥灰岩内。图2表示出这一生物羣特点。

上述剖面的岩系，靠海岸最近的組成了剖面上部第二組碎屑地层(复理式建造)。分布在研究区东部的是与此同时生成的近海岸粗屑物质沉积。复理式岩系向下逐渐轉化为机械成分較細的，韻律不明显的带有复理式性質的岩系。这个岩系順序地为海綿泥灰岩所代替。这个剖面使我們有可能把古盆地部分的沉积岩带进行划分——靠岸最近的复理式带，然后是具有复理式現象的带，最后是海綿泥灰岩带。

我們可以根据 H. M. 斯特拉霍夫 (Страхов) 和 C. C. 奥茜波夫 (Осибов, 1935 年) 的材料来繼續恢复这个沉积带，他們指出了，海綿泥灰岩轉变为富含各种化石羣的烏菲姆 (Уфим) 高原的純有机灰岩带。

复理式带按其重要性依次划分下列六个岩相：(1)泥质的淤泥相；(2)泥质粉砂岩相；(3)砂质粉砂岩相，其中常有菊石和鹦鹉螺的埋葬群；(4)泥质-碳酸盐质淤泥相；(5)石灰质的砂及砾石相，含有纺锤虫、海百合、苔藓虫、腕足类及珊瑚的埋藏群；(6)薄层的泥质淤泥相，含菊石、鹦鹉螺和瓣鳃动物的化石群。带有复理石性质

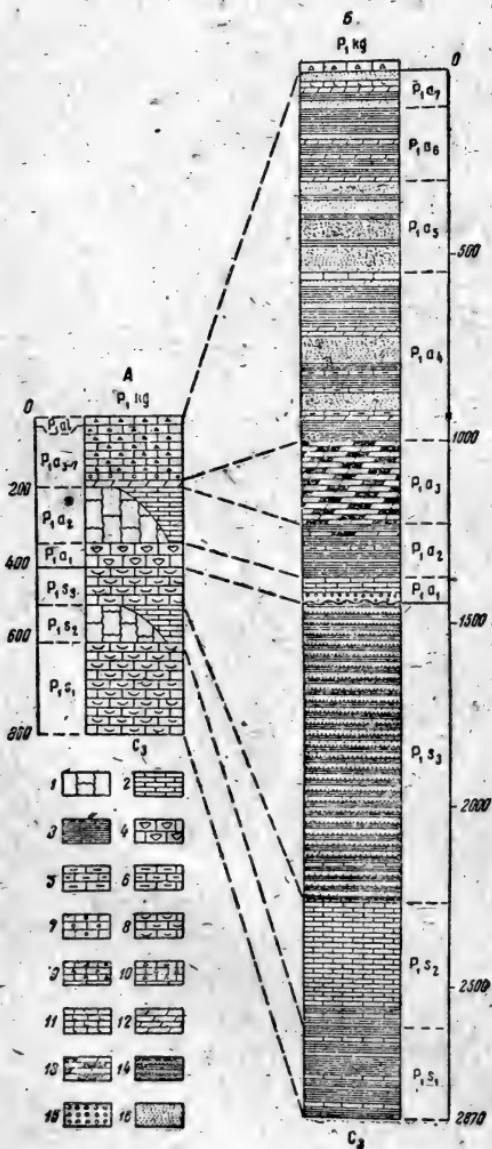


图1 烏菲姆高原東部邊緣和尤萊贊河中游的剖面对比，A. 烏菲姆高原尤萊贊

符号：1. 苔藓虫-礁状灰岩；
2. 层状石灰岩一般是有机质的和碎屑质的，在碎屑质剖面的 $P_1 S_2$ 岩系中是隐晶质的；3. 黏土岩；4. 含块状群体珊瑚的石灰岩；5. 石灰质角砾岩和砾石质石灰岩；6. 黏土质灰岩；7. 具块状的 *Linoprotuctus cora* 的石灰岩；8. 块状的生物灰岩；9. 阿塔付 атафская 岩系，具泥灰岩夹层的沥青质的有机碎屑质灰岩；10. 大圆状的，角砾状石灰岩；11. 石膏；12. 泥灰岩；13. 漆青质泥灰岩；14. 复理式；15. 底砾岩；16. 砂岩。地层符号： $P_1 S_1$ -Schwagerina 层下部， $P_1 S_2$ -Schwagerina 层上部， $P_1 S_3$. 塔斯吐勒系。 $P_1 a_1$ -斯帖利塔馬克系， $P_1 a_{2-7}$ -布尔采夫系， $P_1 a_1$ 一具块状 *Pseudofusulina lutugini* 的伊尔金层，布尔采夫系内在足够条件时根据岩性特点分出的个别地层的对比。基于准确的动物化石分出的和其余岩系一样的整个岩系的对比。

的沉积带是以較細的机械沉积成分为其特征，其中缺乏較粗的砂質粉砂岩相，薄层泥質淤泥相的沉积分布面积却相当广。两个带中都仅是在薄层泥質淤泥相中富含化石，其所以层薄可能是沉积速度极緩慢。

海綿泥灰岩带是单独的岩相，其出現在碎屑岩的剖面內是与攜帶碎屑物质的洪流減弱的时期有关。

尚且从上石炭紀开始盆地的东部就和西部(烏菲姆高原)有性質上的区别。在西部保存了和上石炭紀以前类似的沉积条件。在其中繼續沉积了石灰岩并生存过丰富多样的生物羣，也就是曾經存在过具有正常盐分和气体的开闊海洋。

东部占据了比較不寬的地帶并和年輕的烏拉山脉相接触。H. M. 斯特拉霍夫和 C. G. 奧茜波夫“1935”認為这个地帶是洼地的性質，从山脉上带来了大量的物质堆集在其中。他們并且指出这个洼地的地形是极其复杂的，其中存在过海底的山脉有时产生島屿，有时产生巨大的暗礁(каратай)。东部地帶的沉积主要是泥質砂質和粉砂質的淤泥沉积多少具有碳酸盐質，底棲生物羣极其貧乏。

可以举現代条件下唯一类似的盆地，在这个盆地里有着极其特殊的沉积物和生物，可以把黑海做例子。在黑海的北部具有陆台的性質而其他部分具有地槽性質。

黑海盆地內的沉积类型經阿尔汉斯基和斯特夫拉霍(Д. Архенгельски и Н. М. Страхов)“1938”两位学者曾經进行过分析，确定了厚层泥質沉积，基本上发育于靠近強烈侵蝕的克里米亚，高加索和小亞細亚山脉的海岸附近(也就是黑海盆地的地槽地带)。厚度不大的貝壳堆集是同西北部的低岸相联系(也就是分布于盆地的地台区)。壳埋集厚度不大主要原因并不是底栖生物不丰富的原因，而是碎屑物质携帶的不足。类似的图画我們在烏拉尔上部古生代研究区域看到。在盆地东部河流从年轻的烏拉尔山脉流出，携带着大量的碎屑沉积物质。研究区域是烏拉尔上部古生代山前凹陷区海底具有复杂的构造，这里曾經存在过島屿和海底山

脉，这些岛屿和山脉曾经阻止了碎屑物质向西方搬运。毫无疑问这种地形使该盆地的地段同广阔的海洋显著的相隔绝。

关于河水的注入，不论是从陆地上河流携带的沉积物质所沉积在海底上的成分，或者是在各种类型的岩石中都含有丰富的陆地植物化石和植物碎片遇到的事实来加以说明。带到海湾内的碎屑物质数量曾经是相当巨大的（在短期间内就沉积了近五百米的沉积物），很清楚的说明了淡水的注入是相当巨大的。因此在半闭塞的海湾内，无可避免的应该引起盐分的降低。虽然淡化可以解释珊瑚和腕足动物的缺失，但是对于斧足动物和腹足动物淡化的因素并不能起决定的作用。因为它们其中的某些代表可以很好地过渡到含有非正常盐分的水内。细淤泥海底使很多生物不能生存，但并不是所有的都不能生存。然而被我们研究的沉积物，在其中所缺乏的是所有底棲动物，不论是一綱或一目或者是适应于不同海底特性的动物。因而，在这里发生过作用的是某种综合性的原因，对于各种极其不同的生物羣都同样是致命的影响。

沉积物质迅速沉积的地帶是特殊的非常貧乏的生物生存地帶。

在阿拉伯海带入到水里的碎屑物质强烈地在进行着，也和上述盆地的地段相似，几乎没有生物，在这些盆地地段内底流的水被硫化氢所感染。

因为大量的沉积致命地影响着底棲动物的微弱活动性。行动迟缓是所有底棲动物所具有的共同特性；因之沉积速度在迅速沉积的碎屑岩系内成了阻碍底棲生物发育的普遍原因。

烏菲姆高原-苔蘚虫礁的灰岩，生物礁的灰岩，珊瑚礁的灰岩岩性都表明着在岩石内起着决定作用的是生物化石，石灰岩类型的彼此区别或者是靠化石成分，或者靠化石埋藏的特性，换句话说化石是如此丰富，几乎由生物化石组成了整个 860 米的石灰岩。但是在西姆向斜内生物组成的岩石起积极的作用，这些生物组成的岩石是泥质有机碎屑石灰岩微薄的夹层，其余的都是碎屑沉积，

在其中化石也沒有任何意義。化石的貧乏性在這裡不仅是相對的同烏菲姆高原来比較，並且也是絕對的貧乏。在第一次碎屑沉积岩內，在115米的岩石露頭內僅僅13—15米夾層內含有化石。在第二次碎屑沉积岩系內更少，在260米的厚度內只有7米含有化石。在其他亞丁斯克系，其中比例也大概如此。這種不含化石性的岩層特別明顯地分布在烏菲姆高原的自然地形上，這種地形刻划出我們剖面的巨大厚度要比同年代的石灰岩超過三倍以上，就表明在碎屑岩系沉积在本區內有著巨大的速度。關於沉积堆積速度迅速的意見也可以拿岩石的礦物成分和結構加以證明，例如長石風化程度和分選性等。如果將烏菲姆高原的石灰岩在很大的程度上由生物化石所組成計算在內的話，那麼二者沉积速度上的差別將會更大。

總起來看烏菲姆高原的剖面同西姆向斜的剖面，我們總結

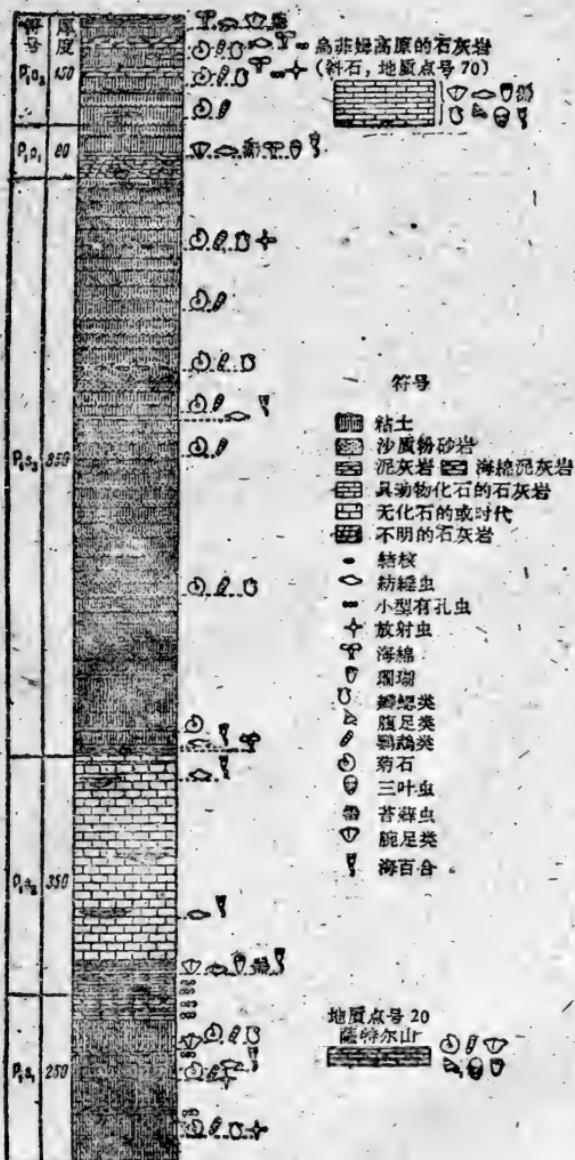


图 2

为前者以緩慢的沉积为特点，碎屑物质的沉积完全沒有或者不起主要作用，并含有极其丰富的化石。而后者却以大量的碎屑物质迅速地沉积为特征，化石极其貧乏，特別是底栖的。自然得出結論来是在砂泥質的西姆向斜沉积內沒有底栖生物的主要原因是沉积物迅速沉积的影响，这些沉积物质窒息了活动性較小的底栖动物。

正是沉积物堆积的最大速度和淡化而决定了盆地东部生物十分貧乏。在盆地的其他岩相物质的堆积作用进行較慢时，就形成了薄层的淤泥堆积，并包含着生活在其中的化石（菊石和鸚鵡螺）也就是在这种岩相內，我們找到了个别的底棲化石羣的代表腕足动物 *Chonetes* 和 *Derbyia* 与斧足动物 *Lichea*, *Cyrtodontarca* 各属。所以当沉积物质有害而迅速地沉积时底棲生物棲居在泥質淤泥相內，这表明无论是否海底或者是气体条件都是极其有害的，經常在类似的岩相中生物是会有不同程度困难的。菊石生活在細淤泥的岩相內可能的解释是它們在这里找到了丰富的食物，已經知道在淤泥內总有着丰富的动植物碎屑；淤泥位于含胶体或者其他杂质的水內，并位于底层沉积的上部。在淤泥內保存有細致的层理表明了在这里缺乏掘土类型的生物。

在无层理的泥質淤泥內局部曾經居住过某种掘土的生物，根据它們活动的痕迹我們可以認為是存在过蠕虫。在浮游的动物內其骨骼构造属于放射虫类。

在島屿上升区及盆地西部地域，碎屑物质并未到达那里，因此在那里緩慢地沉积了碳酸質的淤泥并曾生存过极其丰富的底栖动物，紡錘虫、海百合、腕足动物、苔蘚虫、珊瑚。

底栖动物羣的生活羣（腕足动物、斧足动物和海綿）发现于极靜的水內和相对不良的气体带內，这可以由盆地东部的出現在正常气体系統的靠近底部的水來證明。在岩石內經常遇到黃鐵矿是这里的造岩沉积作用。

泥質沉积物的大量出現說明绝大部分底流的水流流动性曾經是极其微弱的。沉积物质完全保存下細微的层理构造。在这种寂靜的地帶有时底流流过，有时底流带来了較粗粒的砂質或細砂質、近

岸物質或常常冲刷了細淤泥沉积物，另一些底流带来了碳酸質岩石的碎屑以及由淺水地帶島嶼帶來化石。

在砂質細砂岩沉积內我們常常發現波痕。

有些时期可以見到极其活动的水流形成了复杂的透鏡状的沉积物质有时頻繁的地震，繼續不断的海水激动都破坏了刚刚形成的沉积物，并形成了由当地岩石碎屑所造成的同生角砾岩，滑坡褶曲。

在盆地的西部水深变化在几十米之内，盆地最浅的深度是在有机-碎屑石灰岩沉积的时期，在深度大的内海浪已經不起干扰作用，在这里生活了羣体珊瑚并沉积了細粒石灰質淤泥。盆地东部的深度变化停留在未知阶段，在复理石沉积物內波痕的发现可以設想当沉积时期未必能超过一百米。具有复理石性质的沉积带和深水的碳酸淤泥带分布于稍深的地区。

上述这些特性是同靠近本区域的、幼年期上昇的、并且強烈被侵蝕着的山脉有关。并且我們應該在各处找到底棲动物貧乏或缺失的共同原因，实际上在所有的复理石层內都被发现，这种岩系除去具有积韻律以外总是以巨大的厚度和不含化石为特征。

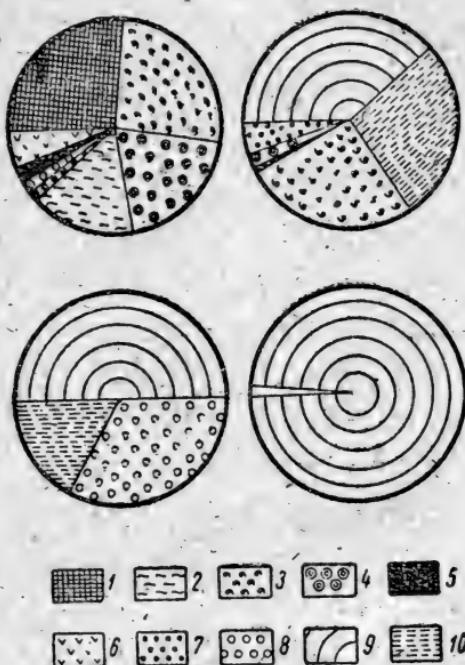


图3. 乌拉尔河二迭系沉积中标准的生物羣
(Характерные сообщества)

左上方—Косо Камня (P_{1a} 岩系) 的生物灰岩；右上方—Оксуны山[萨特尔城(Г. Сатра) P_1S_1 岩系]的粘土質石灰岩；左下方—第二碎屑岩层， P_1S_1 岩系；右下方—薄层淤泥(第一碎屑岩层， P_1S_1 岩系)。符号：

1. 苔蘚虫； 2. 紡錐虫； 3. 腕足类；
4. 珊瑚； 5. 三叶虫； 6. 棘皮动物；
7. 腹足类； 8. 鰐鱗类； 9. 菊石；
10. 鶯鵝螺。

研究了碎屑岩和石灰岩剖面有所不同以后，現在來談他們聯繫的部分，这种联系使我們能够对比和研究，就是在巨大厚度的碎屑岩系內偶而含有石灰岩夹层，夹层是紡錘虫灰岩含有各种大動物化石的碎屑灰岩。无论是在烏菲姆高原或者是在碎屑岩系的石灰岩夹层內，在两个类型內都发现有共同的种。特別是当着一些种能够对比出夹层的地层位置，并且沒有見到把較老地层內的化石重新沉积进来的特点，常常見于石灰岩相內的化石羣。在碎屑岩系的剖面內每一个石灰岩的夹层都是有規律的出現。但是这些石灰岩的組織特性使他們能够看出携带有化石的底流和由其他盆地地段所带来的特性，(1)岩石中含有較少滚动的石灰岩砾石其大小从几个毫米到三个厘米，(2)所含化石多系碎屑，其大小自底层向頂层逐渐变小，同时岩石的碎屑也在減少。在这里产生矛盾：一方面是化石曾經經過搬运，但在另一方面我們发现正确的地层位置以及正常的生物羣特性，这种生物羣的特性是和烏菲姆高原完全一样的。并沒有任何曾經居住在不同岩相的化石混入其中，如果有混入其中的化石在堆藏过程将是属于腕足动物-苔蘚虫-紡錘虫生物羣以外的类型。然而在这里并未遇到。



图4 尤萊贊河中游的地質圖，據 A. И. Осипова (簡化)。

- 1.第四紀沉积；2.孔谷組；3.阿尔金組上部陸層地层；4.阿尔金組瀝青質泥灰岩；5.阿尔金組下部陸層地层，撒克馬爾組，包括複理式类型，以及上石炭紀；6.阿尔金組石灰岩，撒克馬爾組和上石炭紀；7.比上石炭紀較老的沉积。

我們認為这个明显的矛盾是第三部分碎屑岩系內广泛分布的埋藏条件的原因。我們曾在同一地点觀察被破坏的，被移动的和被重新沉积的各种菊石的种，同时在这一露头的其他部分也曾经觀察到保存非常好的这些菊石的种。換句話說，在水的強

烈循环的条件下(底流和波浪)生活在这种环境內的生物化石在极短期间內在其生活着的区域內被破坏,被移动被翻滾,被重新沉积的生物化石的堆积是由生活在当地或者是附近的生物化石所組成。

很明显石灰岩夹层的組成是与卡拉套地壳上升时期相符合的。在研究区内构造运动形成了水文条件的变化(可能是減弱),強烈的海流带来了在海平面以下,由上升运动所形成的碎屑物质,并沒有給予較細物质沉积的可能性。在这种有利的条件下(坚硬的海底,沉积速度的不大)开始繁育着各种底栖动物。水的活动性对生活着的动物有好处;根据顧良諾夫,札克薩和烏沙闊夫(E. Гурьянлва, И. Закеа 和 П. Ушаков)“1930”的意見,当底流速度增加2—3倍可以移动我們見到的石灰岩中的巨砾时,对生物羣仅是肯定的作用并是适合生存的。但是散布在海底上的生物遺壳在海水的強烈移动地带将会遭到破坏和轉移到較平靜的地带。

正常的腕足动物-苔蘚虫-紡錘虫生物羣有規律的出現在石灰岩夹层內,其解釋是这些夹层表現岩石沉积条件的改变时期以及对底栖动物有利的生态环境的到来,其中也包括了这个时期內带来的碎屑物质数量在減少。

正如上面指出的,在石灰岩发育的地区內居首要地位的是腕足类,紡錘虫和苔蘚虫,而头足类几乎絕跡。

但在碎屑沉积中遇到的化石基本上是菊石为特征,而菊石的分布往往是和碎屑沉积相联系的,基于上述的关系,我們可以从生物羣的观点上把研究区内的碎屑沉积命名为菊石相的沉积。在同样的意义上亦应把石灰岩称为腕足动物-紡錘虫-苔蘚虫相,或者为了簡便起見称为腕足动物相。

极有趣的是菊石和腕足动物相在盆地內的分布情况,在烏菲姆高原上首先分布的是介于海岸(年輕的烏拉尔山脉)同沿着烏菲姆高原东部延伸的礁带,生活过繁荣的腕足动物和苔蘚虫。西姆向斜曾經是在各方面被高地圍繞的海湾,其間都被菊石相古据,因

此含菊石的砂泥質沉积占据了靠近海岸的凹陷，而腕足动物-苔蘚虫-紡錘虫灰岩却形成于距岸較远的海洋內，或者島屿附近所組成的碳酸質岩石內。

我們所描述生物羣类型甚至它們在盆地內的分布，在不同的年代和不同地区的沉积物內都曾經重复出現过，例如在澳大利亚西部沿着費茲拉(Фицра)河盆地东北边缘部分的上泥盆系的沉积內可看到海葵(гидрактиноидные)的礁体(澳大利亚地質学家称为“泥盆紀大环礁”)，圍繞着环礁带和在其中发育了丰富的腕足动物，珊瑚等等，从环礁带向东可遇到寬广的砂泥質沉积带；其中的化石羣几乎只是由菊石和鸚鵡螺組成，再向东去粗大的近岸砾岩标誌出升起的陆地的海岸線(Teichert, 1943)。在石灰岩礁体内很少遇到菊石化石。正如所看到的与烏菲姆高原二迭系类似的生物羣的成分和它們的分布亦表現在波兰凱津科-散多美(Кедецко-Сандомирский)山地，在这里我們可看到类似的情景；(Ооболев, 1909)——礁体灰岩具有丰富的多样性的化石羣(腕足动物相)，陆屑沉积具鸚鵡螺及近岸处均含有菊石和鸚鵡螺类的淤泥带內的碎屑物质。

上述各种情况下生物羣类的重复和它們在区域上分布的一致性，表現着相似的地質环境或更正确些是大地构造环境的重現，这些环境决定着盆地的特性。菊石始終是盘居在与上升的或被強烈侵蝕的陆地相邻的凹陷区内，这些地区承受着携入的大量碎屑物质，距岸稍远的凹陷的边缘内发育着礁体以及与其全部共生的丰富的底棲动物。

可以指出菊石同一定类型岩石的有規律的关系，以及同盆地內一定地段的关系總結为(1) 菊石曾适应于相当狹隘有限的生存环境并未曾远游；(2) 死后壳子的被搬运是稀有的現象，在菊石的分布上也并不起什么主要作用。这和我們常常在头足动物生存环境以外所形成的沉积物內发现它們是相反的。

本文系 С. В. Максимова и А. И. Осипова 所著，“опыт палеоэкологического исследования верхне палеозойских тер-

ригенных толщ Урала”一書。(刊載于苏联科学院古生物学報,
1950年)中的一部分，經 P. Ф. Геккер 專家摘录并修改。

俄罗斯地台侏罗紀上部箭石

B. A. 顧斯托米索夫

箭石的生态

上侏罗紀箭石分布的气候分带 虽然尼瑪尔(Неймайр)关于上部侏罗紀箭石分布的气候带所作的結論到现代經過某些改变但其主要思想在后期却得到証实。

在表明箭石各类代表产地的世界图上可以看到 *Pachyteuthis* 和 *Cylindroteuthis* 二属限于北方区地带。这些属的代表从未穿入到热带和亚热带。在上述两区内 *Hibolites* 和 *Belemnopsis* 却占居統治地位。后二者的代表在北部地区上部侏罗紀地层内从未被发现过。上述分布的規律性，很好地仅和温度因素相协调，可見 *Hibolites* 和 *Belemnopsis* 曾为喜暖性生物，而 *Pachyteuthis* 和 *Cylindroteuthis* 曾繁荣在較冷的水内。

Hibolites, *Cylindroteuthis* 和 *Pachyteuthis* 在苏联欧洲部分的分布是这方面有效的証明。可以大致划分为下列各带：

1. 北部带(北极蒂曼島)全是 *Cylindroteuthis* 和 *Pachyteuthis* 属的代表。*Holcobeloides* 亚属所起作用不大；完全沒有 *Hibolites*。

2. 中央带(莫斯科省, 梁贊省和伊万諾夫省等地) *Pachyteuthis* 和 *Cylindroteuthis* 大量被发现，其中也有 *Holcobeloides* 新亚属；*Hibolites* 少量出現。

3. 南方带(布良省, 斯大林格勒省和頓巴斯地区)主要是小形 *Hibolites* 一部分 *Cylindroteuthis* (*Holcobeloides*), *Cylindroteuthis* 的其他部分和 *Pachyteuthis* 起較小的作用。

4. 克里米亚高加索沒有 *Cylindroteuthis* 和 *Pachyteuthis*; *Hebolites* 居統治地位。

Hibolites 在地台上和在克里米亚高加索以及其他南方区域相反,都是小形个体;可能是同温度因素的作用有关系。和在西欧同緯度的該类箭石相比較,相对的俄罗斯地台上有小形个体的 *Hibolites*,可以說是因为在俄罗斯地台上有較冷气候的盆地存在所致。

在鞘的构造方面也可以指出下列規律性:

1. 南方类型全部无例外(*Hibolites Belemnopsis* 等)具有圓形或极少偏心的頂角線; 2. 极地区箭石呈現強烈的偏心線; 3. 具最大弧度和偏心線的极地箭石的种,正好是出現在最北方的类型。

可以設想頂角線正象是和气候环境有关。但存在有显著的差异列举如次。

1. 在蒂曼和极島地区发现有 *Megateuthis* 的代表, 它們的頂角線是正中心的; 2. 在中央区找到 *Pachyteuthis lateralis* (Phill) 的变种具有特別偏心的頂角線; 3. 最北部的 *Cylindroteuthis* 和 *Pachyteuthis* (产自格林兰, 法兰士約瑟夫羣島等地)不一定具有最大的偏心線。

由此可見偏心線及线条显著成弧形的发生有可能是同温度条

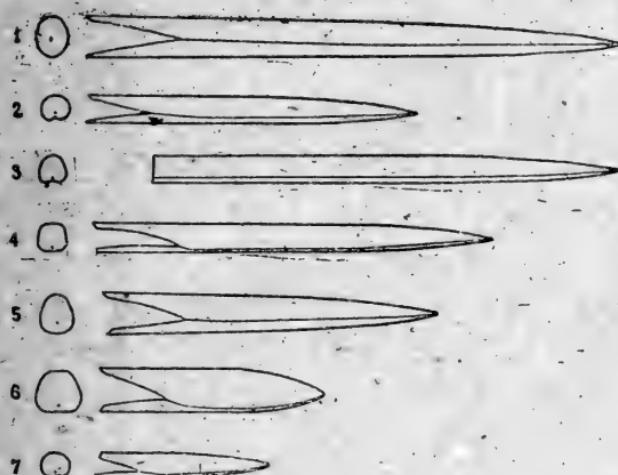


图1 *Cylindroteuthis* 和 *Pachyteuthis* 各种的鞘槽和頂角線位置图。

1—4 *Cylindroteuthis*

1. *C. puzosi* (Orb.)
2. *C. Beaumonti* (Orb.)
3. *C. necopinus* sp. nov.
4. *C. notabilis* sp. nov.

5—7 *Pachyteuthis*

5. *P. panderi* (Orb.)
6. *P. lateralis* (Phill)
7. *P. russensis* (Orb.)

件有关，但它们决定于浅海地带的生活方式和底栖生活方式要比温度更大(见下面)。

生活方式 作者作出下面的结论是根据：

1. 各类鞘在地层内有规律性的分布(主要划分为四种类型)；
2. 鞘的各种流线形；3. 同现代二鳃头足类动物相比。具有较高的横切面的鞘类第1、2类型(*C. obeliscoides* (Pavl.)), *P. panderi* (Orb.) 属于生活在外海区的善于游泳的类型。并在广阔的盆地条件内得到最大的发展，具有背腹偏平长鞘的箭石，鞘具腹沟是第3种类型(*V. volgensis* (Orb.), *C. beaumonti* (Orb.))，生存在较浅水的环境内曾经是较不善于游泳者；可能曾营底栖生活。最后第3种类型粗短的腹侧偏平的鞘(*P. russiensis* (Orb.)), *P. lateralis* (Phill) 在相当程度上同海底相关，生长在浅海近岸的环境。

O. 阿拜尔虽然认为箭石曾生活在浅海近岸地带，作者不能同意阿拜尔所证明在砂岩地层内遇到的箭石较少，相反的在上部富加尔组(Ярус) 砂土及砂岩内富含箭石的鞘 *P. russiensis* (Orb.), *P. lateralis* (Phill), *C. volgensis* (Orb.) 含在下部富尔加组的砂岩地层内。箭石居住在近岸地带可以由蒂曼岛凯洛维下部箭石鞘产于近岸带加以证明。

一般地，长鞘具有腹侧偏平和长宽的底沟以及短鞘具背腹双扁形，和腹侧平整的类型，在浅水沉积内大量地遇到，这些箭石具有极偏的顶部鞘槽(альвеола) 和顶角线。

鞘形尖锐，两侧扁平腹侧规则的箭石；上面定为善于游泳的类型，鞘槽和顶角线偏心较少。

推想顶角线偏心和线条的弧形发生是同生活方式的转变相联系。

幼年期箭石经常位于水层内，它的鞘部与此有关轴心线几乎位于近正中央位置。后期箭石转入底栖生活，鞘部在此时的增长稍稍改变其方向，因而顶角线形成弯曲弧形。善于游泳的类型在一生活中很少和海底发生联系，自然这种弯曲弧形和偏心线不会发生。

大量种属的鞘体研究所得出的结论是它们的构造首先是同运

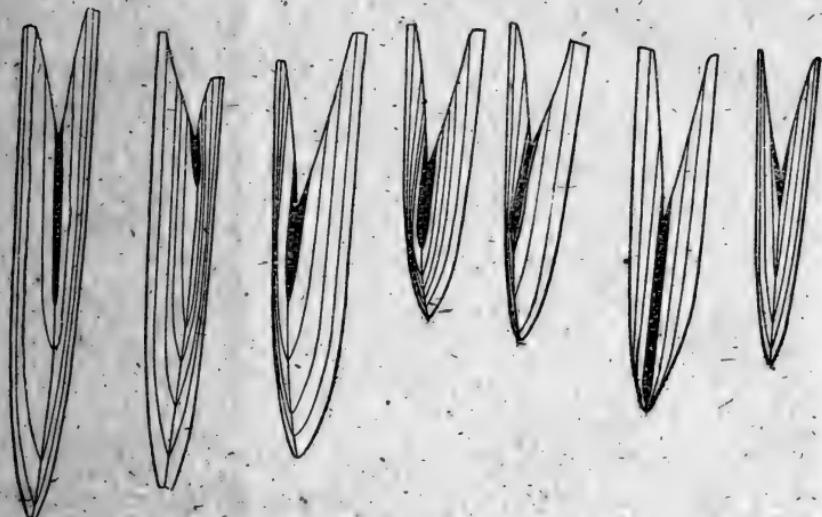


图2 上侏罗纪箭石 *Cylindroteuthis*, *Pachyteuthis*, *Spanioteuthis*, *Megateuthis*. 鞘内部构造。

1. *Cylindroteuthis (Cylindroteuthis) puzosi* (Orb.)
2. *Pachyteuthis (Pachyteuthis) tschernyschewi* (Krimh)
3. *Spanioteuthis okschovi* sp.nov.
4. *Megateuthis (Paramegateuthis) ischmensis* sp. nov.

动方式有关,鞘主要作用是对箭石的游泳,因此需要研究不同种的鞘各部分的构造。不能同意O.阿拜尔的下列意见——他认为,海底进行挖掘曾是鞘的主要功用。正好是那些生活在浅海地带的箭石,曾经营底栖生活者,自然应当希望是挖掘生活方式最发育的类型,但并没有对海底挖掘的特点;他们的鞘部粗厚并具尖端钝。

O.阿拜尔认为箭石用鞘挖掘过海底的证据之一就是观察到在鞘末端似乎有生活时期的擦痕。仔细地研究大量的鞘的外部及能够见到全部生长特性的纵切面,证明这种擦痕并不存在。内部构造和生长线说明在鞘末端均匀的生长或者在成年体生长逐渐变慢,但是无论何种情况下擦痕并不存在。

难以理解的是鞘部擦痕会如何产生。整个鞘体曾经复以薄膜,在最顶端发生有鳞,在尖端有极细的组织,留印在鞘上形成窄短的细沟。

鞘的基本功能归結如下：

游泳功能——1. 当迅速游泳时必須抵偿迭錐 (Phragmocone) 上昇的力量，使其在水平位置上趋于稳定(平衡作用)。

2. 在前进运动中減削水流阻力 (底栖类型此作用变弱)。

保护功能——3. 保护迭錐。

大量生活时期的伤痕：在被研究的上侏罗紀箭石中发现大量的鞘部有疮伤現象。在三千个研究的个体內表明有 103 个即占 3.4% 有伤痕。

絕大多数的伤痕 (90%) 成各种瘢痕，擦伤——吃肉动物侵袭的伤跡，瘢痕和擦伤往往是单条或成束。无论那一种都主要是出现在背側，很少有的情况下是腹側都有。最常見的单条擦伤和瘢痕是在背部中央部分。有时擦痕占据側部。伤痕在鞘前部和后部都有。根据其斜向和位置来判断，被吃肉类的侵袭可以来自前方也可以来自后方。

箭石主要的敌人曾經是各种鱼类(特別是鮫魚)和魚龍。成束的伤痕可能属于这些动物。

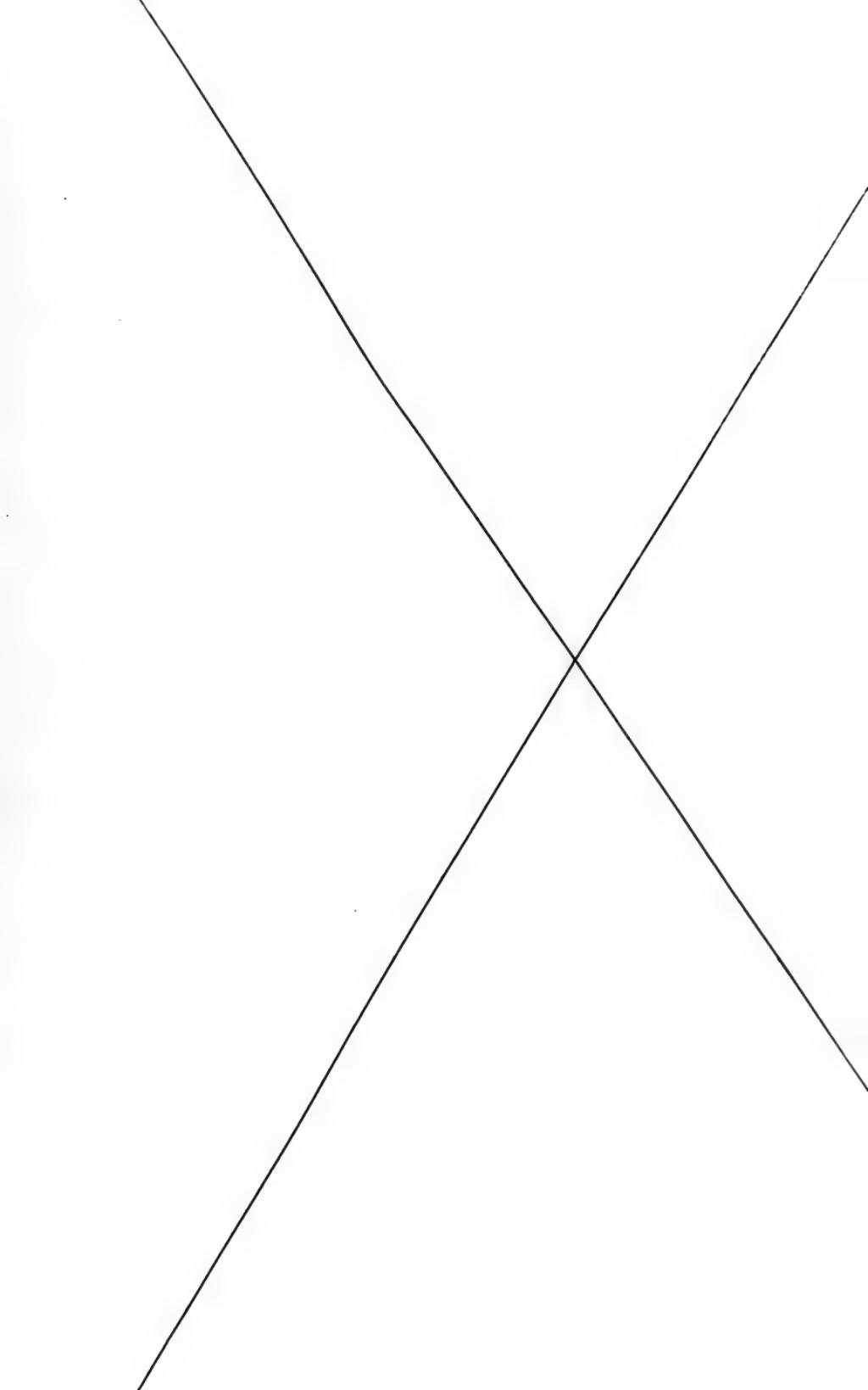
在对称面上成单条的伤痕至今还是有趣和未解决的謎，可能是这种伤痕是由带有这种牙齿排列的鮫魚所伤。

食肉类侵袭不同的种，无论是否小个体的 *P. russiensis* (Orb.) 或者是大个体的 (*C. puzosi* (Orb.)) 甚至是巨大个体的 *C. ingens* (Krimh.)。

由此判断食肉类应当是大个体和具有堅強的牙齿。

在 16 个种內发现有疮伤，有趣地是鞘部伤最多的是 *P. russiensis* (Orb.) 占 7.5%，然而在 *P. panderi* (Orb.) 一种內虽然个体数目同 *P. russiensis* (Orb.) 一样多的个体，却仅发现一个受伤鞘，占 (0.5%)。很自然地是不大移动的类型要比积极游泳的往往更多的成为食肉类的牺牲品，因此才有上述关系。

鞘虽然曾是坚硬的(可以脆掉)，但是并不象現在(成化石)这样硬，至少在鞘表层不是特別坚硬的。



的

3.4

的現痕都也

的

是

是

en.

目的
(0)

样

某些补充性的結論：

1. 箭石虽然不象菊石一样是十分准确的地层年代指示者，但是无条件的可以应用到地层的詳細划分上，当材料足够时可以借助种的組合，在大多数情况下可以确定亚組(подярус).

2. 箭石的分类系統和其地层意义的訂正，在目前不能不进一步闡明該类的发展。

3. 俄罗斯地台上侏罗紀箭石的演化，是和海盆地历史密切相联系的。因此必需研究各类霸在地层內有規律的分布。

本文为 B. A. Густомесов 俄罗斯地台上侏罗紀箭石，后朴博士論文題要中一章——箭石的生态。

卡拉套侏罗紀动植物化石产地

P. Φ. 盖 格 尔

地質时期中古老的湖相沉积物比較起来是不多的，而且湖相丰富的高等动植物化石就更为稀見。所以极有趣的是哈薩克卡拉套山特殊的露头，紙状薄层石灰質岩石，含有丰富的魚、昆虫和植物化石。

仔細的野外觀察和全面深入綜合的研究該区資料，并分析在这里发现的动植物羣。本文作者得出的結論是卡拉套盆地是地壘型山間盆地，进一步作出一般性和区域性的結論。所有結論同作为結論的觀察基础根据列入下表(表1)。材料在表內排列成用細線联系起来的三行；在两边順序排列的是实际觀察資料；在中間排列的一行是由觀察所得的一系列結論。觀察包括有(1)卡拉套盆地及其附近的沉积，(2)盆地內的生物(魚、龟、叶肢介、軟体动物)，(3)陆生动植物(陆相植物、昆虫、飞龙)。由所列觀察可以看到其中有大部分是埋藏的資料。結論包括下列各方面(1)气候，(2)卡拉套盆地情况和其岸部特点，(3)河流的作用，(4)卡拉套的沉积，(5)盆地水文状况。在表內共約 125 条細線“从觀察資料引向結論”，特別是各种結論建筑在不同数目的觀察上，各种不同数目的結論以各种觀察为基础。越是大量的线条由各种觀察引向一点，那么可以認為所作出的結論越是有根据。

线条的数量上証明盆地內的沉积和其产状特性共可得出表中間一行結論有希望的指示 42 条，魚为 21，龟为 1，叶肢介 2，軟体动物 7，植物 24，昆虫为 16。由作出的結論強調下列觀察事实：有关气候的結論——14，盆地情况和其岸部特点——28，河流的作用——9，盆地碳酸質沉积——13 和盆地的水文状况——50。

某些結論的作出以沉积和动植物为根据，相当有問題，但是如

果同其他結論綜合地加以研究，結合大量的事實證明，他們就具有很大的真實性。

由表中清楚地是生活在卡拉套盆地內及其附近的動植物羣曾經同什么样的生活環境相聯繫，並且動植物羣的成分同環境的一定事實相聯繫，並指出動植物之間的營養聯繫。

刻赤半島上部塔爾漢 (*Spirialis*) 泥頁岩

軟體動物的古生態認識

P. Л. 米尔克林

在研究化石羣時，古生态学的方法是作为解决克里米亚-高加索盆地第三紀上部复杂地层和古地理問題中最有效的方法之一。

为了闡明苏联南部中新世塔爾漢層和乔克拉地层彼此間的层位关系，研究介于此两地层間所謂虫管泥頁岩，就有着巨大的意义。虽然这个岩层在克里米亚-高加索全区广泛的分布着，但是由于其化石羣較少和似乎是种类不多以及經常保存不好，停留到近几年來始終很少被研究的狀態中。

解决這個問題有利的条件，是分布在刻赤半島上北部沿岸約100米厚的地中海层。

在逐层仔細收集 *Spirialis* 泥頁岩內的軟體动物化石研究后，証明化石羣含以下成員：*Leda (Jupiteria) subfragilis* R. Hoern. var. *bosporica* n. var., *L. (Jupiteria) subfragilis* H. var. *subbosporica* n. var., *L. (Jupiteria) tenuivalva* Andrus. (in coll.), *L. (Jupiteria) fragilis* Chemn., *L. (Jupiteria) fragilis* Ch. var. *raricostata* n. var., *L. (Lembulus) pella* L. var. *magna* Bajar., *L. (Lembulus) pella* L. var. *tarchanica* n. var.; *Modiolus (Modiolus) hoernesii* Reuss, *Musculus (Muscylus) conditus* Mayer, *M. (M.) conditus* M. var. *concinna* n. var., *M. (M.) naviculus* Dub., *Chlamys (Aequipecten) tarchanicus* n. sp., *Lima (Mantellum) skeliensis* n. sp., *Thyasira flexuosa* Mont. var. *laevis* Zhizh., *Th. flexuosa* M. var. *subtriangula* n. var., *Lutetia (Davidaschvilia) intermedia* Andrus. var. *praecedens* n. var., *Cardium (Parvicardium) liverovskiae* n.

sp., *C. (Acanthocardia) impar* Zhizh., *C. (A.) centumpanium* Andrus., *Abra parabilis* Zhizh. var. *attalica* n. var., *A. parabilis* Zh. var. *afflita* n. var., *Cultellus papyraceus* Reuss, *C. probus* n. sp., *Cuspidaria cuspidata* Ol., *Aloidis (Aloidis) gibba* Ol. var. *curta* Loc., *Saxicava arctica* L., *Xylophaga dorsalis* Turt., *Nassa restitutiana* Font., *Ervilia* sp., *Barnea* sp., *Mactra* sp., *Calytraea* sp., *Hydrobia* sp., *Spirialis* pl. sp. 化石羣內也有甲壳类及鱼类化石。

这个化石羣古生态学的分析有可能广泛的采用现实主义的方法，是有利的研究条件。因为几乎全部 *Spirialis* 泥页岩內的軟体动物都属于现代的属（14个属的化石中有13个是现代属），并且有些种同现代的种完全相同（7个种）。瓣鳃类軟体动物都是不爱运动的底栖动物，它們仅分布于与环境因素紧密联系的地区；这就使它变成为非常好的水文条件的指示者。这是瓣鳃动物的指示特性，很早就被古生物学家利用来解释古代地質环境。但可惜的是在文献中缺乏瓣鳃类軟体动物生态的綜合研究。

因此为了进行化石羣生态分析，便引用在 *Spirialis* 泥页岩內遇到的现代种属生态和生理的材料来解释，特別注意到生存到现代种的生态。在很多情形下能够确定由自然地理环境决定某些軟体动物属羣生态区的基本因素——盐分，海底层，温度，水流，深度和气体环境。例如 *Leda* 的生态特点为正常的盐分（不低于 28—29%）軟海底（泥质或泥砂质），沒有強烈的底流，深度低于潮汐带或海浪地带，可以忍受水中所含氧气的降低。相反的是 *Lima*，它是底流內氧气供給順利的較有把握的指示者，但同样也仅分布在正常盐分的海水內。但是有的类型分布在生态因素变动頗为广泛的生态区内，可以是重要的环境恢复者。例如 *Abra* 可以在相当淡化的，温度变动的水內，及不同深度和含氧量不同的水內均可生活。这是生存适应性极大的类型，并且繁殖十分迅速。

自然，我們材料中最最多的是从中新世生活到现代的种的生态。可惜的是其中大多数仅有次要意义，而且是生存于生态环境非常

刻赤半島上部塔爾漢 (*Spirialis*) 泥質岩瓣動物生物生存條件

(仅举此一层为例表示各层的研究情况)

表 I (繼續下接)

层位	厚度、 古墓落	附屬羣	海 鱼 动 物 羣				偶 然 的
			主要的	特有 的	伴 生 的	和	
33-k成 层泥質 岩含糊 砂岩夹 层。	0—20	<i>Cardium</i> gib. <i>Lima</i> <i>Aloidis</i>	<i>Aloidis gibba</i> aff. <i>P. Cuspidaria</i> <i>Cusp.</i> <i>Cultellus</i> <i>Scaph.</i>	<i>Abra parabilis</i> Zhizh. <i>Abra attalica</i> var. nov. <i>Cuspidariacus pidae</i> <i>Cutella scaphoides</i> Reuss.	<i>Leda fragilis</i> <i>Cardium Liveroskayae</i> n. sp. <i>Cardium centrum</i> <i>impars</i> Zhizh.	<i>Lima stellensis</i> n. sp. <i>Musculus conditus</i> Ma- yer Chlánym, <i>archanicu-</i> s. sp. <i>Cardium centu-</i> <i>panum</i> . Andrus	

(表 I 繼續部分)

层位	其他各类生物		埋藏特征	生 物 生 活 区			
	伴生的	偶然的		盐 分 (百分比)	海底	底层温度	水文条件
同上33-k 很多 <i>Nassa</i> 苔蘚动物蟹	<i>Spirialis</i> (不多)	只有 <i>Aloidis</i> 和 其他厚壳类型为 全壳，碎壳堆积。 由薄壳碎片组成。	正常約30	砂及细 砂质	温和(?)超 过10?)	良好的气 体环境	相当大的流动性 从50米到100 米的广闊海。

广泛的生态区内；这也正可能有利于它们生活在这样长的地質時間之内。并且以下各种仅生存在現代正常盐分的海水內：*Leda fragilis* Chemn., *Cuspidaria cuspidata* Ol., *Thyasira flexuosa* Mont., *Saxicava arctica* L. *Xylophaga dorsalis* Turt. 及其他等。

生态的知識是使我們在某种程度上去恢复生活在中新世海底的生物羣落关系，在各种情况下可以区分出生物羣和埋藏羣；埋藏羣就是偶然被外界因素由生存地点搬运埋藏下来的生物。但是被复原的化石羣沒有資格被称为生活羣，因为它至少在保存成化石过程中有过时间上的間断。尽管如此，在綜合恢复时，对古盆地海底上的有关生存条件是可以給予完全解答的。我們称其为古羣落（Палеоценоз）的名称，表示保存成化石状态的一組被复原的生物同生活場所（外界环境綜合因素）联系成統一体。古羣落主要以属羣为特征（例如 *Leda-Abra* 古羣落）并可以划分出附属羣（Ассоциация）来，附属羣乃是古羣落由于环境因素变化所划分的較小单位。附属羣可以是古羣落之間的过渡羣，并以种为特征。附属羣中部根据其种的作用可分为主的主要的（个体数量超过 50% 以上），特有的（个体数量 25—50%），伴生的（个体数量 10—25%）和偶然的（几个个体）。附属羣是以主要的和特有的种来命名。

依靠古生态方法和外界岩性研究的帮助，化石羣虽然單調的 *Spirialis* 泥頁岩，證明可以闡明盆地发展的复杂历史。

同 生 示 意 图

据 B. П. 考列斯尼柯夫, 經 P. Ф. 盖格爾重組

考列斯尼柯夫同生示意图是用特殊形式由种系演化数和小比例尺的古地理图組成。考列斯尼柯夫是研究黑海——里海区新第三紀軟体动物特別是撒尔馬特动物羣有名的专家，并在其自己的图表內极其广泛和細致地研究了这些資料。我們來研究几个考列斯尼柯夫同生示意图，因为这些图显明表示出苏联新第三紀軟体动物羣在古生态学方面的理論和实践上非常有趣的研究結果，另外在研究方法方面也是十分宝贵的。这些图是考列斯尼柯夫为表示蓬蒂——里海盆地新第三紀康克层和撒尔馬特层各种不同的瓣鳃綱和腹足綱軟体动物而繪制的。种系演化数在垂直方面按地层順序排列(康克层，下部，中部和上部撒尔馬特)，在水平方面为一海底三个主要分带——近岸带，注水带和深水带¹⁾。

为了解释某些熟知的种及其分布特性，因此考列斯尼柯夫在其种系演化图上也划有古地理图，在图上表示出：1. 新种是初开始发展的区域，2. 它所分布的路綫（用箭头表示），3. 区域性种的分布，4. 子遺（Реликты）等等。同生示意图可以释明这种种的历史发展特性，这种特性在过去是不被注意的。

同生示意图引起对新种鑑定更加全面的注意，这种图使新种鑑定时不仅限于只是把它同早先已知的种加以区别，这种图在古生物学家面前提出下列問題：这个种是在什么時間和什么地点产生出現，它如何发展的，这种发展同环境和生物羣之間的变化有什么关系。

各个种在图上用叶片形狀来表示。在資料研究充分的情况下，

1) 在廣闊的海洋內近岸带浅水带和一部分深水带相当于亚潮带，只有深水带的一部分相当即深海带。

每一个表示該种的图可以进一步划分出較小的部分，例如 *Mactra eichwaldi* Lask(图 1)可以分成某些变种($2^1, 2^2, 2^3, 2^4$)；每一个变种的壳形也有不同的形狀表示，还可以作出更小的图形分划。这样可以用图划出种的結構，它无论是对理論方面，或是对地层和古地理方面都是重要的。在撒尔馬特軟体动物发展上，巨大閉塞盆地在地理上的隔絕具有显著的意义。撒尔馬特軟体动物羣迅速的发展不能决定于較激烈的形态形成和生存环境的改变，同时也决定于生物的原因，处于广泛的适应輻射情况下，亲系种間的斗争常常轉变为共生关系，因而导致生物羣的隔离和新种的組成。灭絕生物之間相互关系的問題对于古生物学家是最困难的問題之一，因此它們能借同生示意图来闡明是很重要的。

考列斯尼柯夫为了創制新的同生示意图，有意的选择了撒尔馬特沉积和軟体动物作为材料。这种材料有以下特点：1. 保存好，2. 具有比較不太大的分布(由阿尔卑斯到阿拉伯海)，3. 研究已有基础。除此之外有可能看到軟体动物在发展上由海相类型侵入到咸水盆地时对新环境的适应性。大部分迁入者死亡和繼續生存者的繁荣发育；随后，生存条件激烈地改变(水內盐分的降低)和丰富的特有生物羣的灭絕，所有这些事件发生在短短的期間——上中新世的前半期撒尔馬特，这种海盆地被称为海洋实验室。

考列斯尼柯夫区分出下列三种情况：

1. (Транзиция)——个别的生物或生物羣进入到較不利的生

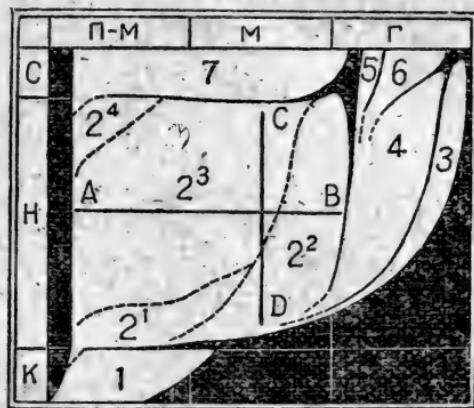


图 1 *Mactra eichwaldi* Lask 结构图

变种：
 2^1 —不大的壳体，极似
M. basteroti Lask

2^2 —由所謂深水撒尔馬特泥岩
 内产出的极薄壳类型

2^3 —一个体中型常具向后延伸的
 后緣(分布最广泛)

2^4 —相当大的个体，認為是向
M. fabreand d'Orb. 过渡的类型。

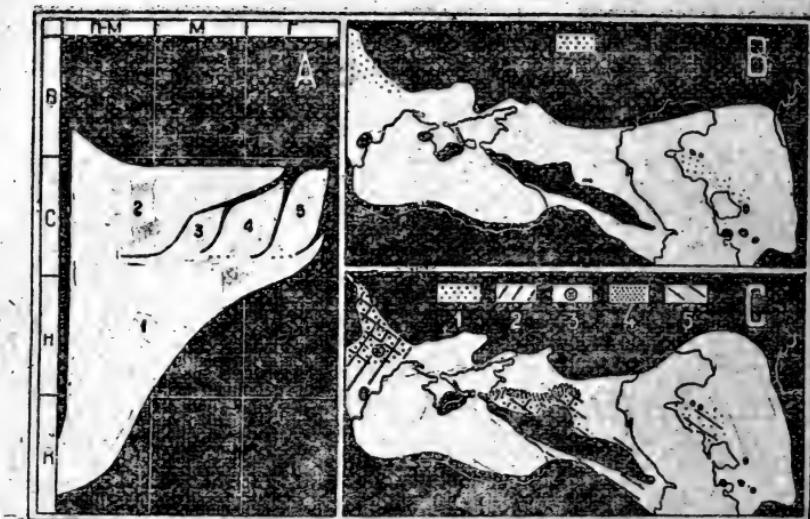


图2 撒尔馬特 *Hydrobia* 同生示意图。

A. 地层和古代海洋深度分布图。

- 1. *H. uiratamensis* Koles.
- 2. *H. elongata* (Eichw.).
- 3. *H. substriatula* Sinz.
- 4. *H. pseudocaspia* Sinz.
- 5. *H. enikalensis* Koles.

B. *H. uiratamensis* Koles. (1) 在下部撒尔馬特期分布图。

C. 几个种在中撒尔馬特的分布图。

- 1. *H. uiratamensis* Koles. 分布区，2. *H. elongata* (Eichw.) 分布区，
3. 区域性的种 *H. substriatula* Sinz. 4. *H. enikalensis* Koles. 分布区，
5. *H. pseudocaspia* Sinz. 分布区。

活环境。这个过程进行缓慢，并经常伴随着种的斗争和种的显著的改变，无论是在形成深水类型或在种的生活区域扩大方面均颇重要。

2. 侵入 (Инвазия) —— 由于在地理上或者在生物羣¹⁾上隔絕关系的破坏，各别的生物或生物羣进入到較有利的生活环境。这个过程进行迅速并不引起种的巨大变化。

3. 迁徙 (Миграция) —— 当生活环境变化較小时，由于环境的变迁引起的迁移。

为了解释某一个类羣的发展历史，主要是依据广泛分布的种来分析，因为分布不广的种占据統治的可能性是极少的，特別是

1) 在撒尔馬特海內 —— 当和平共处的关系佔优势时，斗争状态佔优势就要让位。

有開闊的海洋內生活条件并不遭受象在閉塞盆地內一样的激烈变化。在轉变过程中分布不广的种更少能够排挤掉广泛分布的种。

考列斯尼柯夫指出，不应当把为占据統治而斗争同为生存而斗争混淆起来，为占据統治而斗争包括在为生活而斗争之内。

深水类型无疑地产生于浅水类型，这种現象由很多同生示意圖加以証明，因为在深处居住下来应当經常是在同居者同侵入者

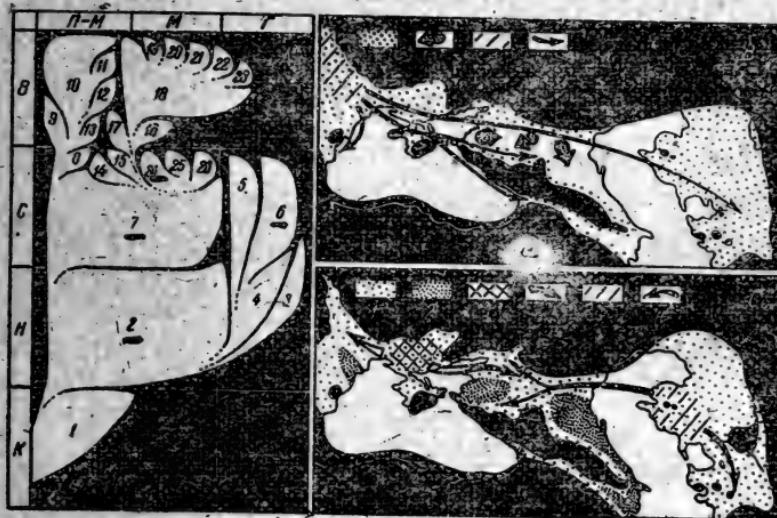


图3 撒尔馬特 *Mactridae* 同生示意图。

A. 种的地层和古海洋深度分布图。

$\Pi-M$ —近岸地层,	M —浅水地层,
Γ —深水地层,	K —康克层,
H —下撒尔馬特层,	C —中撒尔馬特层,
B —上撒尔馬特层。	

B. 在下撒尔馬特期和中撒尔馬特初期四种的分布图。

- 1—*M. eichwaldi* Lask 分布区
- 2—下撒尔馬特类型至进入到深水带
- 3—*M. fabreana* d'Orb. 最初发展区(卡里捷斯基海湾)
- 4—上述一种的分布路綫

C. 中撒尔馬特类型分布图。

- 1—*M. fabreana* d'Orb. 分布区
- 2—深水类型分布区
- 3—*M. subvitaliana* Koles 最初发展区(波利斯基海湾)
- 4—上述一种的分布路綫
- 5—*M. pallasi* (Baily) (Закаспий) 最初发展区
- 6—上述一种分布路綫。

之間发生过斗争。由不同种羣之間斗争的結果，自然地理条件的局部改变刺激以及同区域环境变迁相联系，对于其他地帶生活的适应往往发生在兩地帶之間的邊緣区。

由 B. П. 考列斯尼柯夫所制的同生示意图并未表明由較不利的地帶轉变到較有利地帶的情形。当着轉入到不利的地帶时，大多数生物灭絕，只有某些少数进入到較深地区，后者之中仅有某些生物在新条件下为加寬其生存区面积所进行的斗争是成功的。

同生示意图表明，如果由于为占据統治而进行斗争結果而发生种的分化，那么种的分布被表示在舌狀叶片的上部；这种类型的种經常排挤母型，而且有时排挤有亲緣的种，如果是分化发生于为

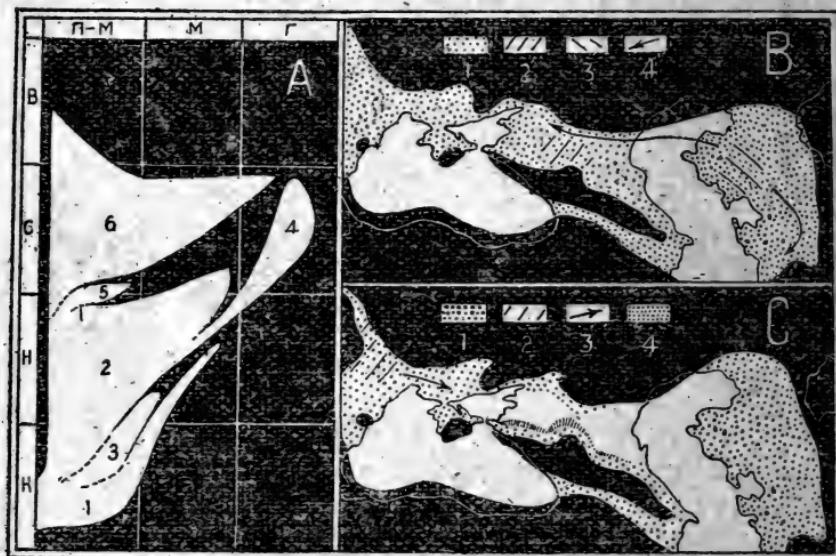


图4 撒爾馬特 *Cardium* 屬 *Plicatiformis* 組同生示意图。

A. 种的地层分布和古海洋深度分布图。

- 1—*C. praeplacatum* Hilb. 2—*C. gracile* Pusch.
- 3—*C. kasihkehse* Koles. 4—*C. Subfittoni* Andrus
- 5—*C. plicaformi* Sinz. 6—*C. fittoni* d'Orb.

B. 在撒爾馬特初期种的分布图。

- 1—*C. Subfittoni* Andrus 分布区。2—*C. kasihkehse* Koles 初期发展图
- 3—*C. gracile* Pusch 初期发展图。4—上述一种的迁徙路线。

C. 在撒爾馬特中期种的分布图。

- 1—*C. fittoni* d'Orb. 分布区 2—*C. plicatofittoni* Sinz. 最初发展图
- 3—上述一种的迁徙路线 4—*C. Subfittoni* Andrus 分布区

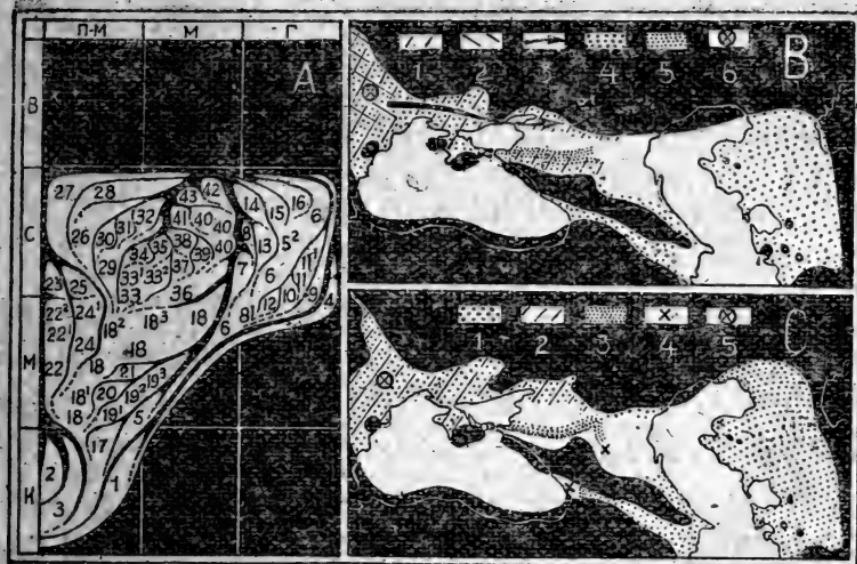


图5 Синтетическая схема сарматских Nassidae.

为占据統治地位而竞争的进程在此类羣中种特別多，并且特別复杂，有关此种情形的某些关系可以由撒尔馬特的 Nassidae 科同生示意图表示如上(見图5)

适应邻接地带的条件，那么种的分布表示在叶片的下部。这些种对母型并不排挤而是占据母型并未占据的地区。母型或繼續生存下来，或被該带亲緣类型或生态相近的类型排挤。

图2表示 *Hydrobia* 在占据統治地位过程中种的分化以及母型同其后裔种之間的斗争。种可以侵入到某些不同生存条件的区域和某些其他生物羣成員的区域内，这就表明对于侵入的种以后所具有的自然选择方向的影响，并导指新种在新区的不同地点上由它产生分化。所产生的类型拥有某些优点，使其能够排挤母型并能在其間进行斗争。新种的一部分分布广泛，另一部分分布局限，随后开始的淡水引起全部撒尔馬特 *Hydrobia* 的灭絕，只有一个种的小部分在短暫的时间內尙能生活。

在演化系統关系上个体大小变化規律的研究*

II. III. 齊維達士維里

图1表示海相中新世自康克組到中撒尔馬特組是重要的属 *Mactra* 演化发展的关系,包括:*M. bastoroti* (海相中新世),*M. eichwaldi* var. *buglovensi* Lask. (康克組), *M. eichwaldi* Lask. typus (下部撒尔馬特), *M. vitaliana* d'Orb. (中部撒尔馬特)。

由 *Tapes modestus* (海相中新世)向 *T. vitalianus* d'Orb. 和 *T. gregarius* Partsch 所派生的演化分枝和很多 *Cardium* 的演化分枝都有类似的型;在康克組以小形个体开始,到中撒尔馬特組越来越大的个体;在这些演化分枝之間特別有趣的是 *Cardium ruthenicum* Hilb. (康克和下部撒尔馬特組)和 *C. protractum* Eichw. (下部撒尔馬特);由后者派生出 *C. sarmaticum* Barb. (图1) 中撒尔馬特的 *C. loweni* Sinz. 及 *C. laevigatolowsni* Koles 个体巨大。同样有趣的是分枝 *C. praeplicatum* Lask. (康克組,下部撒尔馬特) *C. gracile* Push. (下部撒尔馬特), 至 *C. plicatofittoni* Sinz. *C. fittoni* d'Orb. 也表現同样的图象。总的看来,中撒尔馬特的类型比其下部撒尔馬特的祖先較大,而后者又比产自康克組的祖先个体較大,但是很自然地,在絕大多数中撒尔馬特大个体的 *Cardium* 之中,有某些化石以小个体为特点;例如 *C. bajarunasi* Koles., *C. gatuevi* Koles., *C. acerbum* Koles., *C. venustum* Koles. 等。在某些情况下,小形个体可能适应于淤泥海底(含 *Cardium cryptomactra* 的沉积)的生活。

因此我們看到經受过盐分变化的那些軟体动物,很好地适应新的条件,并經受异常迅速的各种演化,有时演化为多方向,其結果产生的类型总是較其生存在少变化环境的祖先个体較大;这种

* 原文刊載于古生态学問題卷 I ,1936 年,經過 Геккер 教授縮減。

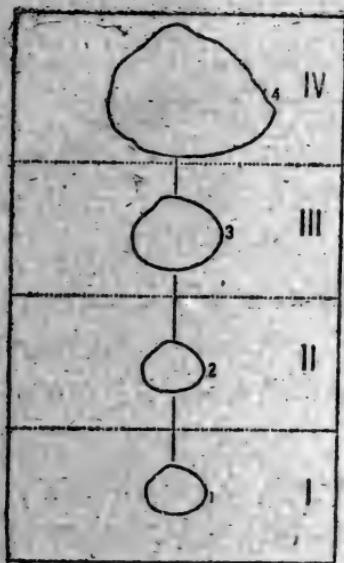


图1 *Mactra* 种系演化图

1. *Mactra basterotti* 2. *M. eichwaldi*
Lask. var. *buglovensis* Lask. 3. *M. eichwaldi* Lask typus. 4. *M. vitaliana* d'Orb.

I. 海相中新世 II. 康克組

III. 撒爾馬特組下部

IV. 撒爾馬特組中部

(全图經過縮小一倍)

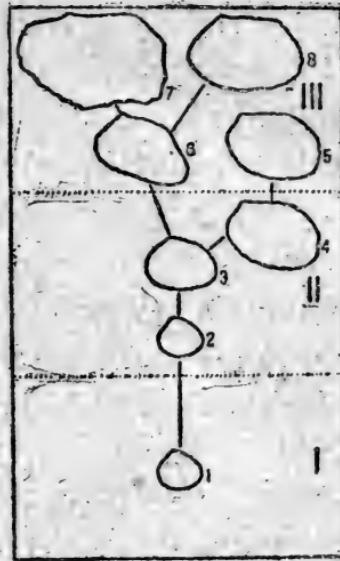


图2 某些 *Cardium* 种系演化关系图¹⁾

1. 2. *Cardium ruthenicum* Hilb. 3. *C. protractum* Eichw. 4, 5. *C. sarmaticum* Barb., 6. *C. quad. ripartitum* Koles., 7. *C. laevis-gato-lowenii* Koles., 8. *C. lowenii* Sinz.

I. 康克組 II. 撒爾馬特組下部

III. 撒爾馬特組中部

(全图經過縮小一倍)

类型例如我国中新世的 *Oncophora*, *Spaniodontella*, *Ervilia*, *Tapes*, *Mactra* 和很多 *Cardiidae* 科的代表, 以及撒爾馬特的 *Trochus*. 异常巨大的 *Trochidae* 类就是在撒爾馬特中部遇到的。例如 *Trochoidae* 科的 *Trochus* (*Barbotella*) *omaliussi* d'Orb. 和 *Trochus papilla* Eichw., 在周围环境变化下这些类型不仅能生活下来, 并且很好地适应周围环境能广泛分布和经受迅速地导向极不同的演化发展。和别的类型相比, 别的类型或者灭绝, 或者不经过适应辐射地保存下来并经常分布不广。前面一些类型常常达到巨大的个体, 有时成伟形 (例如乔克拉克层和撒爾馬特下部特别是撒爾馬特中部的

1) 图2. 参阅 P. Ф. 盖格尔著古生态学概论 图23。译者注

Ervilia; 及 *Tapes, Mactra*)。在这些“居統治地位”的类型之中，总还有某些不大的个体，这往往是由于适应辐射所决定。因为有这种类羣关系，我們就不可能說所有的系統演化分枝都增大个体。仅能說这些类型內的最大的軟体动物，比其祖先中最大的个体还要大。而后者当时同这些类型的极其繁荣相密切联系，曾占据过統治地位，并經受过各种不同的系統分类的演化发展。

那么如何来解释我們的中新世和更新世占統治地位的生物个体的增大呢？我認為无疑地这种現象是完全同适应各种不同环境分不开的。据我看这种現象不可能到处仅用遺传巨大变种的自然选择去解释。实际上在乔克拉克层和撒尔馬特层特別大个体“占居統治”地位；但在基米尔层除极少数例外几乎全体增大。在后面这种情况下，清楚地是应当有某种共同的原因迅速地对所有生物作用于一个特定的方向——个体增大的方向。这个現象，如果把注意轉向相反的現象上——我們新生代某些时期內几乎全部軟体动物个体的減少，就会变的更清楚。这方面的顯明例子，根据作者的意見，是墨奧基建造的海相軟体动物。在此时期几乎所有种羣都是非常小的代表 *Arca, Modiola, Tapes, Dosinia, Mactra, Trochus, Nassa* 等等。

另一个絕大多数軟体动物羣同时个体減小的实例，就是黑海区卡兰加(基礎)期的海相軟体动物羣。

在一种情形下，軟体动物大量的个体同时減小，在另一种情形下几乎都增大个体，如被認為是适应于自然选择的变种的結果，对我是难以理解的。我認為这种解释不足以相信的理由，是这种个体大小的变化并不是海相軟体动物的个别类羣，而是整个盆地內全部动物羣完全变化，虽然在盆地不同的部分曾經生存于极其不同的生态条件之下。因之得出結論是，这种类似的減少或增大个体的变化，是由于外部条件直接作用于生物所引起的。我認為这种結論是完全不可避免的。

阿塞拜疆东部中新世上部地层和化石

K. M. 苏尔丹諾夫

在现代海洋中 *Pholas Linne* 属的代表例如: *Pholas dactylus L.* 产自大西洋、地中海和黑海是已经知道的事实。但在亚速海并未发现, 在亚速海生活着的是这一科的另一种代表——*Barnea* 属, 这一属甚至于生活在江河口湾处。K. O. 弥莱色维奇 (K. O. Мильашевич) (1916) 曾经指出过, 此属出现在顿河河口。上述两属在现在海洋中已知出现在亚潮带土部, 它们经常是属于钻凿的软体动物, 生活在孔洞内, 这些孔洞被钻凿在岩石和泥土上。

所遇到的 *Pholas* 属的最长的洞达到 24 厘米深。*Barnea* 属的孔洞较浅, 经常达到 14 厘米, 而 *Petricola* 孔洞更短其长度为 2 厘米。洞的最宽部分 (孔洞的下部) 按照上述软体动物的次序将是 25、15 和 13 毫米。

Pholas 出现在康克 (Конский) 层, 它们是在近岸浅水区被发现, 在撒尔马特层下部此属尚未发现, 而在撒尔马特中部此属的代表被发现于苔藓虫灰岩内 (据 Колесников, 1935)。很多 *Pholas* 被发现于连科兰 (Ленкоранский) 区。曾在含 *Cryptomactra* 的 (Криптомактровых) 泥岩内找到很多的 *Pholas*, 这些 *Pholas* 的壳已经经历过强烈的变化, 就是: 壳前后张开的现象完全消失, 这证明了在撒尔马特盆地的 *Pholas* 属, 看来已经改变了生活方式。

撒尔马特层 *Pholas* 属的这些特性和这一属现代的代表极其不同, 因而把撒尔马特层含有的类型划分为独立的亚属, 并提议命名为 *Laphos* 亚属。

这一亚属典型的代表种是 *Pholas (Laphos) sinzovi* Kolesnikov 此种又划分为两个变种——*Ph. (L.) sinzovi* Koles. var. *mamegza-gei* nov. var. 和 *Ph. (L.) sinzovi* Koles. var. *zardabii* nov. var.

这一亚属的壳壁极薄，个体小而长，后部几乎未张开（зияющие），二壳大小不等，壳后部椭圆有时变尖，下部边缘几乎与上部平行，壳外表复有细的生长线纹。放射状的线纹自喙部分开伸延至壳的前方，壳后部不具纹饰。纹饰的间距在壳前方较窄，而在结合部分较宽，放射线非常微弱并有排成放射状的瘤形小刺。

壳内部表面光滑，仅在前缘微具边缘齿凹，前肌痕不清楚，后肌痕明显，外套膜线宽但表现微弱，在喙下位有供足肌附着的匙状突起。

Laphos 化石仅在阿塞拜疆东部连科兰省山麓区发现。在新

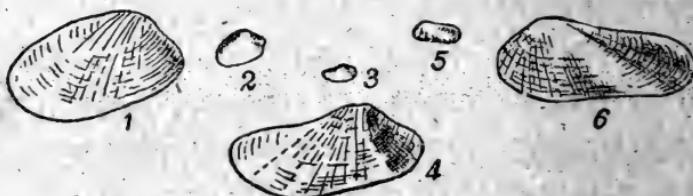


图 1,2. *Pholas (Laphos) sincovi* Koles. var. *mamedzadei* nov. var.
立陶连省 *Cryptomactra* 层 图 10 放大 3 倍

图 3,4. *Pholas (Laphos) zardabic* nov. sp.

立陶连省 *Cryptomactra* 层 图 13 放大 7 倍

图 5,6. *Pholas (Laphos) alizadei* nov. sp.

立陶连省 *Cryptomactra* 层 图 15 放大 4 倍

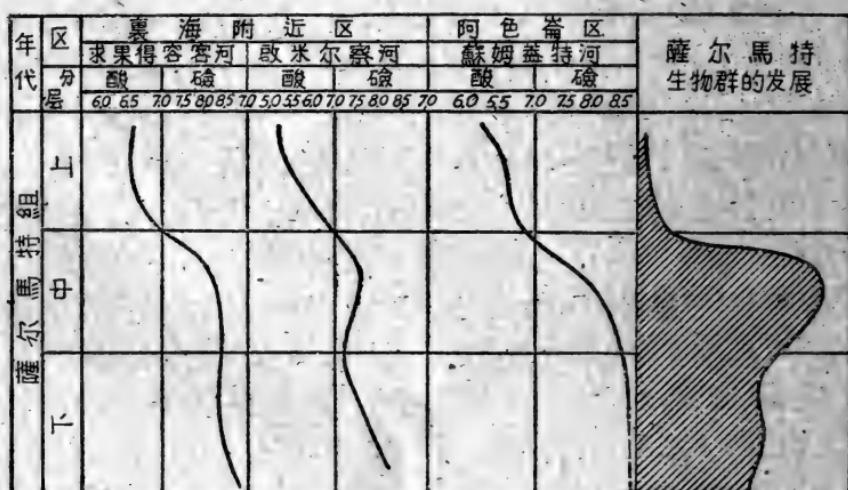


图 2 东部阿塞拜疆撒尔馬特化石带以及同 pH 值的关系图

格洛弗(Новоголовка)村被发现于 *Cryptomactra* 层,这就有可能指出,或者是撒尔馬特层的 *Pholas* 族类具有另外的生态条件,或者是 *Cryptomactra* 层并非都是深水相沉积。看来第一个意见比较正确,在这方面被我们引用的理由是,被发现的 *Pholas* 化石具有极长的大小不等的,小而脆弱的壳,除此之外,这些化石被发现于带绿色坚固的泥灰岩内,其中并没有发现其他软体动物,很可能 *Pholas* 属并没有同其他软体动物共生。*Pholas* 属是当着海洋淹没了陆地首先居住在这种海洋新地段的生物,因此它们大量地出现在没有其他软体动物的地方,这个意见可用现代的 *Pholas* 属的代表来说明化石的类群。因为我们找到特别多的现代类型也没有其他软体动物的属共生在一起。

应当注意的是,撒尔馬特层 *Pholas* 仅被发现于苔藓虫礁带所謂 *Cryptomactra* 层深水泥岩内,可以得出结论是它们的生活条件同康克层这一属的代表有所不同。源自康克层的 *Pholas* 与现代的 *Pholas* 极其相近。撒尔馬特层的代表发育在闭塞盆地的条件下并改变了自己的生态。

分析撒尔馬特层化石群的发展(完全包括下部到上部)我们发现基本上三种类型:1. 下部撒尔馬特层生物群来自康克组的类型;2. 由下撒尔馬特发展来的中撒尔馬特化石群并具有大量不同的种;3. 贫乏的上部撒尔馬特化石群;中撒尔馬特化石群除去 *Mactridae* 科及某些其他稀见的残余者以外,全部灭绝。

在短暂的时间内(在地质意义上),动物群在一个世内经受了激烈的变化最终灭绝。中撒尔馬特组生物群的灭绝,毫无疑问是同很多原因有联系,关于这方面现在很难讨论。某些古生物学家企图去发现解决这个具有重要的理论和实践意义的问题。已经知道无论是降低和提高水中的盐分,很多海生动物就要死亡。Б. П. Жижченко(1937)在研究中新世中部化石群生态环境时也曾经阐明有关撒尔馬特组化石群的灭绝问题,他把中撒尔馬特组大部分化石群的死亡以及 *Mactra* 的保留到萨尔馬特组上部,认为与适应撒尔馬特组后期盆地的淡化有关。但是这位作者并未解释为什么

Mactra 屬特別善于应变，而其他适应变动盐分的种，例如 *Cardium* 却反而不能适应。看来丰富的（大量的）撒尔馬特中期动物羣灭絕的原因，基本上是作用于生物体的外来的許多因素，例如：盐分、食物、温度、气体条件、pH 值等等。

由于看到現代水区内的有机界同 pH 的大小紧密联系，我們嘗試着来研究 pH 值对于生物化石的影响。在現代水盆地中，研究 pH 值及其在水生生物中的影响对有机物生活过程具有重大的意义。經驗証明了生物正常发育于一定的 pH 值环境里，根据有机物同水中 pH 值相互联系的关系可以划分为下列各类型——中和至硷性环境里生活的生物，酸性环境里生活的生物以及生活在 pH 值具有相当变化的环境里。

經過确定，在初期撒尔馬特盆地存有強烈硷性反应的水 ($pH > 7$)。撒尔馬特中期是撒尔馬特生物繁榮期。表明 pH 值減弱，很可能中撒尔馬特生物羣发育于 pH 值界于 7.4—7.9 (有时是 8.1) 有利的变动間。

在后期撒尔馬特沉积中 pH 值急剧下降到 5.2—6.9，这說明了当时該盆地存在过酸性的环境。在撒尔馬特后期，这种強烈的 pH 值減弱現象，符和于撒尔馬特中期丰富化石羣的絕灭，因此可能酸性的环境对于当时的生物是不利的，在中上撒尔馬特层的界限上 pH 值經过了变化，也就是盆地从中期撒尔馬特的中性至硷性轉变为中和至酸性。撒尔馬特后期盆地的強烈淡化，可以由岩石的 pH 值減弱(从 5.2—6.6)得到証明。大部分中撒尔馬特的軟体动物不能适应于这种 pH 值減弱的环境，但某些种的代表 (*Mactra praccas-pia* Koles., *M. naviculata* Baily, *M. subvitaliana* Koles.) 例外。

上撒尔馬特的上部标准化石是 *Mactra caspia* Eichw., *M. crassicolis* Sina., *M. bulgarica* Toula 被发现于 pH 值 6.2—6.6 的岩石里，但是其中一个也不能发现于 pH 值等于 5.2—5.9 的岩石内，这个 pH 值对于 *Mactra* 是不利的。

这里产生一个問題，为什么中撒尔馬特的 Cardiidae, Trochidae 等科的各种也不能达到上部撒尔馬特，而仅仅某些 *Mactra* 的种可

以达到？上撒尔馬特下部的 *Mactra* 还在中撒尔馬特末期就保留了下来（Колесников, 1935）。中撒尔馬特的 *Mactra* 对于 pH 值变化的反应各有不同。其中一部分生存下来并到达上撒尔馬特上部的早期而另外一些 (*Mactra fabreana* d'Orb., *M. pallasii* Baily, *M. vitaliana* d'Ord., 以及很多其他的种) 则绝灭了。这种见解也被 C. A. 捷尔諾夫 (С. А. Зернов 1934) 在现代水区内的观察加以证明。他认为同一个属相近的种，有的可以生活在酸性中和另一些可以生活在中性内。可以说我们的大多数中撒尔馬特 *Mactra* 可以仅生活在碱性的环境，而另外一些（保留下来的）可以过渡到酸性的环境，使它们有可能从中撒尔馬特过渡到上撒尔馬特。至于谈到 Cardiidae 和 Trochidae 科，那么它们不可能适应酸性的环境，因此在中上撒尔馬特的界限上灭绝。

撒尔馬特盆地的初期和中期可以叫做碱性的反应，在撒尔馬特后期叫做酸性反应。

在研究盆地某些时代中曾经存在的 pH 值的基础上还可以定出盆地中其他的生物因素：水中的盐分，温度，CO₂ 和 O₂ 的数量以及它们在海底各个地带的变化。例如已经知道在现代盆地内最高的 pH 值在最高的温度下最有意义（据 Зернов, 1934）。

在这里作者第一次尝试着解释了化石生物群对 pH 值的关系，因此还很难讨论有关于这种关系的细节，然而这个初步的结果，已经给予我们可能指出，今后在这方面深入的研究，将会对于研究早期存在于盆地内的生存条件，给予极有趣的结论。

註：該文是 K. M. Султанов: стратиграфия и фауна верхнего миоцена восточного Азербайджана 論文, 1953年。作者是苏联阿塞拜疆科学院地质研究所工作人员。

格魯吉亞康克組軟体动物化石的发展

E. M. 日根金

Pholadidae 科在蓬蒂世——里海盆地的历史

在中新世中期康克組的下部所謂克瓦利特維里（Кварттельский）层 Pholadidae 科中出現的仅有 *Barnea* 屬。它的生活状态和近海岩石上钻孔的 *Pholas* 屬是不同的。

康克組 Pholadidae 科的发生可以作如下的解释：

从前很多人認為 *Pholas* 屬是当康克盆地早期由外海迁移而来，在这里它們沒有遇到敌手，很快地定居下来，并且适应了生态的輻散(趋同)。但这是和以下情形相矛盾的：在卡拉干(Караганский)¹⁾盆地內已經生活过 *Barnea ujrataonica* Andrus 具有发育很好的尖刺状的钻齿种类和 *Barnea usljurensis* Eichw. 壳面几乎是光滑的钻孔种类，上述二者很少与康克組的該种有所区别。它們在克瓦利特維里层下部已經具有大量的堆集。因此康克組 *Pholas* 屬不是“外来者”，而属于大量的卡拉干层特有的化石羣 (*Spaniodontella*) 基本上絕灭之后所仅有的残留者。并且它們在新的較有利的条件下(沒有敌对者)很快地得到了繁殖并广泛地分布。

康克組 *Pholas* 种类的消灭是在后来撒尔塔干(Сартагинский)期的开始，由于盆地內盐分的正常化，固定盐度化石羣出現，康克組的 Pholadidae 科完全絕灭，其原因极其可能是盆地盐分的迅速而相当大的改变(这种关系在里海盆地的其他地質时期內曾不只一次地发生过)。

从前研究和鑑定康克組 Pholadidae 科时，主要依据壳的紋飾(放射綫帶刺的性質) 并且根据壳前端出現的放射綫数目，划为不

1) 卡拉干盆地比康克盆地存在較早。——譯者註

同的种。但是根据作者的意見認為：*Barnea* 屬的紋飾是不固定的，因而也就是不可靠的特征。原因是康克組 *Pholadidae* (*Barnea*) 的生活状态經過了改变，它們从鉆凿的 (*Pholas*) 轉變到鉆孔的 (*Barnea*) 类型，在这种情况下紋飾失掉了它原有的适应意义。这些軟体动物的較重要的适应特征，是壳的形状和輪廓（壳形决定动物鉆入泥沙以及生活在这种底层的条件）。

因此当鑑定 *Barnea* 屬时必需对于紋飾的带刺性，壳的外形以及壳后端张开的程度（Зияния）等等加以考虑（鉆泥生活适应过程中的新获得的特征）。刺不断的退化并增加同心綫，以及很少形成尖刺——形成为小結节或者是低矮的小瘤，这些瘤节，已經不能很好地适应鉆凿特性，看来是营作其他功用——增强了微薄到几乎透明的壳子。

当卡拉干时已經发生了的 *Pholas* 屬对于疏松地基适应的作用在康克世的早期变得更加迅速。*Barnea* 屬在这个时期占据了各种不同的生态环境并且生活在所有能够生活軟体动物的地方（可能仅在最大的深度除外）。它們壳体的堆集充滿了岩层，局部可以达到几百米，在克瓦利特維里期 *Barnea* 屬的生态特性是同无论在外形上和在壳飾上強烈的变化相关（难于划分各独立的种），因而引起了演化迅速提高。形成了很多新种，例如仅限于此时期的 *Barnea pseudoustjurtensis*, *B. kubanika* Zhizh., *B. scrinium* Bog., *B. sinzowii* Ossip 和 *B. rustaviensis* n. sp. 这种适应輻散（趋同）性不仅表現在形态变化上，并且也表現在生理特性的变化上，尤其是对于盐分的关系。在康克世中期随着正常盐分的到来形成为它們灭絕的原因。

考列斯尼克夫 (B. П. Колесников) 曾經根据新第三紀的瓣鳃軟体动物举出同样的例子，他指出当生存条件改变时生物对于环境适应以及在此情形下形成为和其祖先非常不同的新种，同时他也指出在有利的条件下（在这种情况下常常是没有敌对者）适应輻散（趋同）非常广泛的得到了发展。

E. M. Жгенти 副博士的論文，1957年，“格魯吉亞康克組軟体动物化石的發展”，并經 P. Ф. Геккер 专家在文字上作了修改和註解。

現代的和化石的生物礁

A. И. 拉維考維奇

地質學根據古成礁作用史积累的大量資料，把促使生物礁形成的條件揭露出來。首先它指出能够建造生物礁的必須是固着生存的生物。其次它證明淺海的存在是造礁者棲息的基礎。由此說明一個異常重要的事實，即生物礁的類型和地殼運動之間的關係。因此僅根據礁岩的生物學上特徵而不顧海底運動的學說（гардинер 等）是偏狹的，也不能闡明生物礁的構造的複雜性和多樣性，更不能說明它們發育的時間。

所以，地殼運動的方向往往就決定了生物礁構造的歷史，當然要在造礁者的存在和氣候條件的適宜時。

我們始終認為成礁作用的特點是由地殼的構造以及控制該地地殼的運動決定的，並且我們設法把古地質時代的例子和現代的例子進行對比也是可能的。然而在應用現實主義原則時，即對比化石的和現代的生物礁時應當相當謹慎的給古生物礁做結論。生物礁不管是由何種生物造成的，時代愈久遠，則我們知道的古生物礁的組成條件和構造的正確事實也就愈小，愈近則愈多。

最平靜的地殼運動是在古穩定地台上，這兒表現的主要的是輕微的震盪運動，其特點是下沉和上升的幅度都很小。復蓋在各地質時代地台上的海，海底地形的特點是同樣的，相對的深度是淺的。寒武紀和志留紀時期淹沒了西伯利亞地台的海，泥盆紀和石炭紀時期淹沒了俄羅斯地台的海等等都是這樣的例子。當氣候條件適宜時繁茂的分泌石灰質的植物羣和動物羣就在這種古生代海中發展繁育，海底上存在過驚人稠密的生物，有些地方發生過低矮的1米到數米厚的生物暗礁，而且分布在廣大的地區上；有時在島嶼和半島附近形成不大的岸礁。

現在在北海的斯喀基爾拉克海峽、羅佛敦羣島和挪威的費沃爾達處可以遇到生長分泌石灰質的動物羣的類似條件，這些地方受着戈爾夫斯齊瑪暖流（北大西洋暖流）撫摩的影響，它們是以枝狀羣體為特點的珊瑚（лофохелии），並組成了象灘一樣的繁茂叢林。除了 лофохелии 珊瑚羣外，灘上居住着豐富的、塗着淡黃和深紫色的其他六射珊瑚虫體。水母水螅體定居在灘的表面上，雪白的或紫色的蠕蟲生活在羅佛敦珊瑚羣體上，吞食腐敗有機殘骸的螃蟹到處爬行着，固定附着的和漂浮着的瓣鰓類經常可以碰到。在石頭地區定居着以足固着在其上的腕足類。

這幅生活圖使我們回憶起中石炭紀莫斯科海底上的生活。但不過在古生代海中分泌石灰質的生物比現在在北海中的分布更廣泛。這可以說明現代的氣候條件比石炭紀的惡劣得多。

地台海中的生物礁永遠不能轉變成現代的堤礁，即不可能變成厚度大、構造多樣化為特徵的堤礁，當然也不可能變成環礁；它們提供給我們的是最簡單的生物礁的例子。

在遭到斷層位移的地台處生長的生物礁則是另外一幅景色。地台區在這種情況下具有較大的活動性。往往這種地方產生過注滿水的地壘，變成海灣。不久前形成的紅海可以作為這樣例子，在它的沿岸過去和現在都發生過岸礁。我們知道在這個區域內的不同高度上存在着一係列上升起來的第三紀和第四紀的生物礁。這表明了震盪運動的複雜性，伴隨着生物礁灰岩堆積的下降運動和促使它們由海面上升起來的上升運動是互相更替的。這是發生在海底懸崖處生物礁的特徵，這種懸崖削壁的形成是由於它們位於斷層處引起的。所以該地區生物礁的發展普通是不穩定的，是由於部分升降運動造成的。然而這不利于堆積厚大的生物礁灰岩，在陸地上升和海退發生時期，生物礁跟着它們後退，於是通過這種方式形成了一係列厚度較小的生物礁，分布在不同的水平面上，大體上彼此互相平行，並與古海岸平行。

環繞西歐穩定古陸——法國中央高地、埃菲尔地塊等——的中生代生物礁是發生在受斷層破壞處的古生物礁的例子。

山前洼地和邻接它們的地台边缘部分的生物礁就更复杂了，我們曾不止一次的指出过在山前洼地領域內的一定发育阶段上下沉作用的稳定性。这种环境是巨厚的堤礁在背斜拱頂浅水中形成的順利因素（前烏拉尔二迭紀和美国二迭紀的生物礁），背斜往往延展数十公里长，背斜上的生物礁也同样散布得那么远，在上升时它們迅速的到达海平面，因而形成生物礁島。然而，如果造礁者生长的速度超过波浪破坏的力量时，在这种情况下也可以形成生物礁島。

現代的环礁是不能在这种条件下形成的，这种地方发生的仅是大体上象指环形的拟环礁，但是永远达不到象地槽区环礁所特有的那种又規則又复杂的构造。

地台边缘发生凹陷的地区，本质上与地台的性质接近，因之其特征也是活动性不大。所以发生在地台凹陷部分上的生物礁不会有大的厚度，这样的建筑物可以用喀尔巴阡的第三紀生物礁做例子。

山前洼地条件下形成的堤礁，其特点是样式繁多，发育旺盛。它們的特点是各种类型的建筑物都有（除去現代的环礁），自水下的“丛林”和暗礁到成熟了的生物礁岛屿都有。由于居住条件的多样性，各种生物可以巧妙的适应周围的环境，因此生命十分丰富。

位于古生代澳大利亚古陆被淹部分上的澳大利亚大堤礁是这种生物礁在現代环境中的例子。在这里已查明其走向几乎与現代海岸綫平行。生物礁受太平洋岛屿活动地区的限制，它的基础带有地槽发育的面貌（年青的、新第三紀和第四紀的褶皺和火山作用，明显的反映出地壳的波动）。

現在剩下来需要說明的是在地槽中成礁作用的特点，在地槽海的浅水处甚至是滨海处的沉积物可以在深水沉积物的近旁堆积。但是这种关系往往由于地槽海的历史过长而被破坏，并且这儿曾升起过岛屿，发生过海蝕，而在最深处升起过山脉島。山脉島是由于褶皺的升高或火山噴发形成的。当岛屿四周气候条件适宜时，围绕它們的环形堤礁就发生了。当岛屿下降时，环形和堤形生

物礁隨之形成，陸地消失處變成潟湖。

所以要形成環礁必須具備兩個主要條件：海島的存在和海底的持久下降作用。從打在現代環礁上的一切鑽孔來看，珊瑚灰岩有巨大的厚度（有的地方超過800米）。這是生長環狀生物礁地區長期下沉的鮮明証據，它促使生物礁向上不斷的增長。

馬來羣島的環狀礁是現代地槽型環礁的最好的例子。馬來羣島區位置在地槽海的條件下。在這個地區中的洼地，深度達到5,000米以上，洼地近是升起來的山脈島或淺海區。活的或熄滅的火山經常碰得見。島嶼沿岸和海底上能清楚的看到下降和上升的新印痕——淹沒和上升的生物礁。

正如以上所指的，自澳大利亞大堤礁向東伸展的花環狀島嶼弧（伊里安、新喀利多尼亞、所羅門羣島、菲吉羣島等）是處於同馬來羣島同樣特徵的地槽條件中。可是兩者也有區別；太平洋地槽在現代是處於巨大的下沉狀態。關於這種下沉的証明是有無數的山脈島往往全部在廣大的空間上消失掉，水下的山脈在這兒佔著優勢的地位。

生長在地槽海中的環礁其生活史的複雜性，正好象地槽海的升降運動史那樣。促使環礁繁榮生長的是緩慢的下沉作用，但緩慢的下降可以變為上升或迅速下沉的作用。無論是那一種情況環礁的建築者都要死亡，並發生生物礁的上升或沉沒。在所羅門羣島、菲吉羣島、馬來羣島等處都發現過這種“僵死的”生物礁，所以環礁的厚度是受地殼運動的速度和方向控制著的。

太平洋東部和西北部的生物礁列島受洋底深淵的限制處於特殊的地位上，洋底的特徵是在廣大的空間上深度都是很大。這種地區堆積的特殊沉積物在化石狀態下的尚未發現，因此它們的發育時間几乎是無法研究的。

從研究水底下的深度得到一些重要的事實，說明環礁是奠基在至少有2,000米以上高度的水下山峯上。在太平洋的西北部（夏威夷和馬紹爾羣島之間的北面）存在着非常原始的形式。在這兒2,000米深度處出現一些山。其特徵是頂部好象被削平了似的

那样平坦。某些大环礁就生长在象削了頂的水下山峯上：例如馬紹爾羣島的环礁。后者的起源不明，有一些研究者推測这是淹沒了的古火山，还是当它們处于海平面上时被破坏的。它們可以被認為为生长珊瑚礁的最有利的基地，特別是因为它們经历过长期的沉降作用。

照例环礁的形式在化石状态中是不能保存下来的。环形生物礁存在的标誌是由造礁者和喜礁动物的遺骸堆积成的巨厚的石灰岩透鏡体。环礁灰岩的周围是多层的浅水沉积物，浅水沉积物之外立刻变为深水沉积，只有在非常特殊的情况下才保存有泻湖沉积物。在块状石灰岩透鏡体发育的地区最容易找到的是表明火山存在的古溶岩和凝灰岩，我們記得这种沉积物的分布情形图；在图瓦自治省的寒武紀地层中存在过，在泥盆紀时是在烏拉尔和萊茵河的东坡，在三迭紀的是在阿尔卑斯等地。而在現代凡是出現生长环礁的地方，那里往往也发生火山的噴发。

現在我們可以做出成礁作用在地史中的几个一般性的結論。首先礁的生长并非仅現代才有，这是十分明显的，生物礁从地史时期中自从开始有化石紀錄的时代起，即从元古代起即可非常稳妥地追溯到，虽然成礁作用由最古的时代起就沒有中止过，但它們的发生显然是不均衡的，沒有充分的化石生物礁的研究是不能断言在何种时期发生过特別強大的成礁作用。

A. И. Равикович 1954 年著，生物礁一书的最后一章——結束語。該书由邹介正譯，俞昌民校，在 1957 年科学出版社出版。本文系該书 126—131 頁的原譯文。为了使本书成一系統特将现代的和化石的生物礁的形成这篇文章列入。
——譯者註

現代珊瑚礁的形态和生态

(以澳大利亚大礁堤为例)

A. I. 拉維考維奇

1. 成年礁体建造的形态和生态关系以显著的形形色色为特点。这里在不大的区域內沉积有卵石、砾石、砂和軟泥，生长有喜欢干燥的植物和热带紅树，到处生活有鳥类及昆虫，繁荣着海生植物沉积物。

2. 在礁体上沉积物质的多种多样可以分主要的风和水流同沉积物的关系来加以解释。在建造的外部向风的方面沉积有碎屑岩系并对内部起保护作用——内部即背风的一面，因此带来的是較細顆粒的岩石。

3. 成年礁体生态的多种多样是由海底构造同潮汐水准的变动所引起的。可以用图表式的划分成三个区，在这些区内还可以根据更小的外部条件的变化划分为二級生态带：

a. 第一生态区包括的地方是潮水淹不到或在潮水非常高时才能淹到的地帶。在这些地层上生长有干燥性植物，繁殖着昆虫和飞来鳥类(沙洲和某种海湾区)。

b. 第二生态区定期地呈现陆地。在这里珊瑚羣貧乏，仅在西部(浅洲)和凹地生长有最不景气的珊瑚体。拥有各种水藻和钻孔的动物，这些生物为了躲避水退后出現陸地对它們的滅灭，潛入洞穴或乱石之間，在这些地区內成年礁建造上面可以有热带紅树的生长。

c. 第三生态区位于退潮綫以下并出現在不多的地区。以极丰富的珊瑚羣为特点，特别是在大礁堤外部的珊瑚島上(停锚区和自然斜坡上)。

4. 在大礁堤泻湖礁是由珊瑚形成的，較少的程度是由灰質藻类形成的，大礁堤外部礁体生长有大量的灰礁，但起主要作用的还是腔腸动物为主要造礁者。

研究太平洋和印度洋礁体，发现其中很多礁体石灰質藻类常形成有机灰岩建造。計算珊瑚在其中減少为 35%。由此得出結論是現代藻类的礁体其中珊瑚起次要的作用。

大礁堤的研究并未証实这个結論，至多不过是生存有不同类型的現代生物建造。藻类-珊瑚礁和珊瑚藻类礁。

5. 在大礁堤区域内同一时代的礁体分布但为不同的組織，珊瑚和藻类的生长条件比較礁堤外部有利，但在这里建造是經受着同外海浪涛強烈的斗争，因此在这里并不能达到了泻湖島珊瑚一样成年阶段。

对地質学家由此得出重要的結論来是在广泛的区域内古代礁体可以分布有同一地質年代的不同构造并具有某几种不同的生物組合。

6. 礁体的含意是地理的，存在有礁体景观，它是发育在特定的自然地理和构造条件以內的。

甚至由大礁堤构造可以清楚地是現代珊瑚礁包含有不同的自然地理条件。与此相联系的就是古代成年礁体乃是各种不同的相，例如泻湖相珊瑚，大量块状珊瑚岩相，热带紅树相等等。

把形成在类似构造条件下的相联系起来，大家都知道名之为建造。因此我們有权称珊瑚构成的相为珊瑚建造。

勒拿河杂色岩系的生物小礁体

И. Т. 茹拉列娃和 К. К. 捷尔諾夫

杂色岩系的小礁体和其沿剖面的变化*

由古杯类和藻类組成的生物小礁体，几乎在杂色岩系所有出露的沿勒拿河岸上都曾被发现。

仔細研究古杯类的和古杯-藻类的生物小礁体有可能划分出其中某些类型，这些类型的差別是同一定的岩相和生物羣特性，小礁体增长速度和 *Epiphton* 藻类的作用互相联系的。

第一种类型的生物小礁体，被发现在勒拿河上由大楚兰 (Чуран)¹⁾ 河一直到茹勒 (Хура) 河的全部距离內。这种类型的生物小礁体是极不显著的板状体，厚度由 10—15 到 40—45 厘米（偶有 1—1.5 米），长达 1—3 米，寬約 40—50 厘米，偶达 1 米，經常这种小礁体彼此距离 10—20 米多分布在不同的层位內。生物小礁体发生在成立微泥質的灰岩內。它們在灰岩內总是沿走向向灰岩过渡。过渡处相当明显，其岩石不再具层理性，并表現出滿是无次序地古杯类的排列岩石色調呈斑状特性。各段自深紅至玫瑰色，綠色和純白色变化。这种現象很明显地是同带进来的岩石中主要的紅色泥質物有关，由于生物小礁体内部不易穿过，泥質物仅穿过它的各別部分。同时古杯类的骨骼构造在内外墙之間被白色方解石充填，而中腔在大多数情况下充以深紅色泥質白云質灰岩。

上述生物小礁体最典型的古杯类是 *Archaeolynthus*, *Nochorocyathus*, *Ajacicyathus*, *Archaeocyathus* 各属。并遇到不大的 (几

* Биогерм 系指由 生物骨骼組成的小礁体往往面积厚度不大两端尖灭如透鏡体状，系真正礁体的初期阶段。

1) Лена 河在西伯利亚北緯 7° 东經 5°。

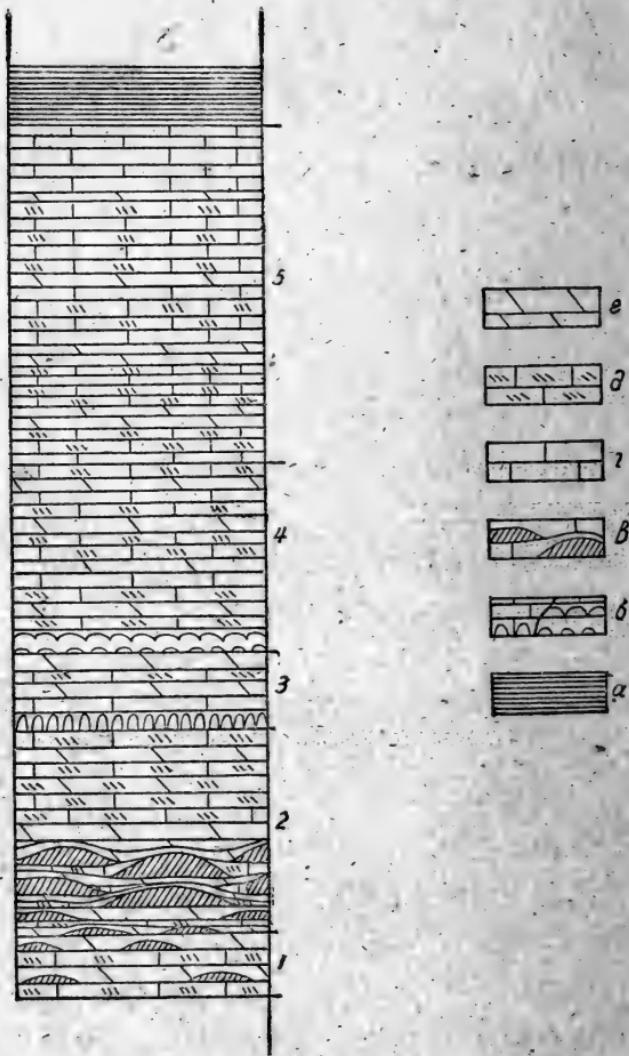


图1 沿勒拿河杂色岩系的综合剖面 1:1000

1. 含古杯类的第一种生物小礁体
2. 含古杯类的第二种生物小礁体
3. 含古杯类-藻类第三种礁体
4. 含古杯类的第四种生物小礁体
5. 过渡层

- a. 混青质泥质灰岩系
- b. 藻类生物小礁体
- c. 古杯类小礁体
- d. 泥质-白云质灰岩
- e. 墨红色泥质-白云质灰岩

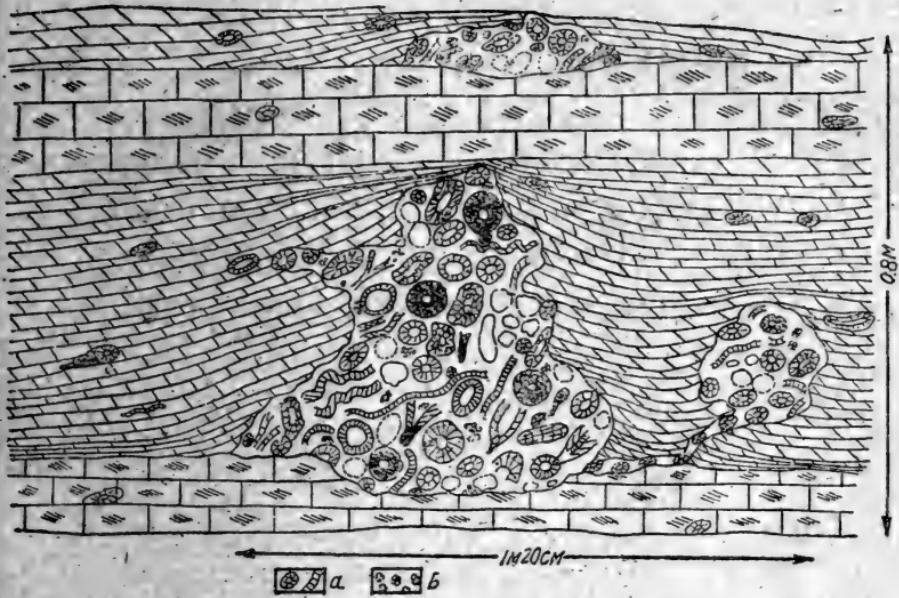


图 2 含古杯类第一种类型生物小礁体

a. 古杯类 b. 藻类 *Renalcis*, 属

厘米)藻类地段和偶有 *Hyolithes* 化石。

按照生物小礁体的厚度大大超过层状微泥质灰岩同时代岩层，因此不免产生泥质白云质灰岩层的倾斜，由生物骸夹层出去仅倾斜 0.5—1 米。位于上面的各层斜度变化快，并迅速转变到平坦的底层，这说明生物骸夹层的形成非常缓慢，并且在其间沉积的物质仅仅稍稍超过同时代的地层。盖在生物骸夹层上的上部泥质灰岩已经位于完全平坦的位置。

属于第二种类型的生物小礁体，发育在靠奥-姆兰 (Ой-Муран) 村和姆哈德 (Мухата) 河口，地层层位较第一种类型稍高。它们的一般外貌同上述类似，但其范围较大；在奥-姆兰附近宽 12—25 米，厚 1 米多，同生物小礁体共生并相穿插的是经常含有很多泥岩层理状岩石——微泥质和隐晶状灰岩，接触岩层的倾斜角 10—20°。这种生物小礁体比第一种类型增长较快，并能经常由一层穿过到另一层。如果注意到在此地生物骸夹层在垂直 20—30 米的距离内分布在不同的水平上和广阔的地区内，那么这些岩层水平

分布上的局部破坏是相当严重的。

在第二种类型的生物小礁体内藻类 (*Renaleis* 属) 被遇到的較第一种类型为少。但古杯类却是經常具厚墙的較大的个体。并有一些是另一种类型的生物羣組合。例如单墙的 *Archaeolynthus* 在这里几乎完全不會遇到, 相反地是 *Ajacicyathus* 和 *Cosinocyathus* 轉变成主要类羣。有趣的是在較老較小的生物小礁体内完全沒有出現过 *Ethmophyllum*, 在这里已經非常稀少的出現个别个体。

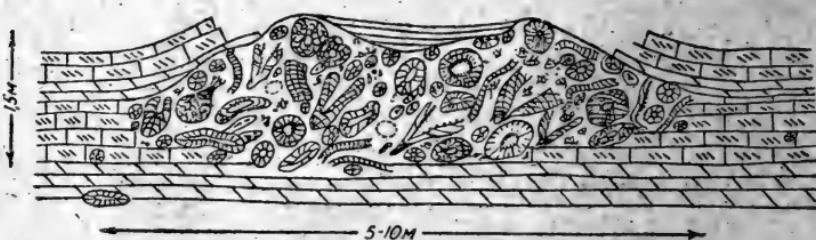


图 3 含古杯类第二种类型生物小礁体

第三种类型的生物小礁体在地层层位上出現更高, 并表現为差不多是藻类-古杯类生物小礁体。因为在这里藻类 *Epiphyton* 开始起重要的作用。該属經常形成藻类柱体高达 1.5—2 米, 或更高, 直径达 15—30 厘米。古杯类在这种藻类柱体内經常是分散的个体, 仅在稀有的情况下堆积在一起。这种典型的藻类-古杯类生物小礁体出現在勒拿河左岸, 自尤加村向上游 2.5 公里。藻类柱体組成生物小礁体的主要部分, 高达 1—1.2 米, 柱状体之間的距离在不同地段上寬度不一, 并有古杯类化石。

古杯类的組合在这种生物小礁体内有其特点。在这里出現的主要有 *Ajacicyathus*, *Coscinocyathus*, *Archaeocystathus*, *Nochoroicyathus*, 并且还有生在一起的具有复杂构造的古杯类属于 *Tegerocyathus*, *Ethmophyllum* 和 *Thalamocyathus* 各属, 他們在这里出現比前較多数量并多为新种。并发现有新属 *Lenocyathus*.

第四种类型的生物小礁体在剖面上出現层位更高, 呈現在平面上为圆形体, 和菌状切面。小礁体系由藻类 *Epiphoton* 組成的, 在上部互相联系起来。这种齐平地經常呈藻灰岩平板厚达 0.5—

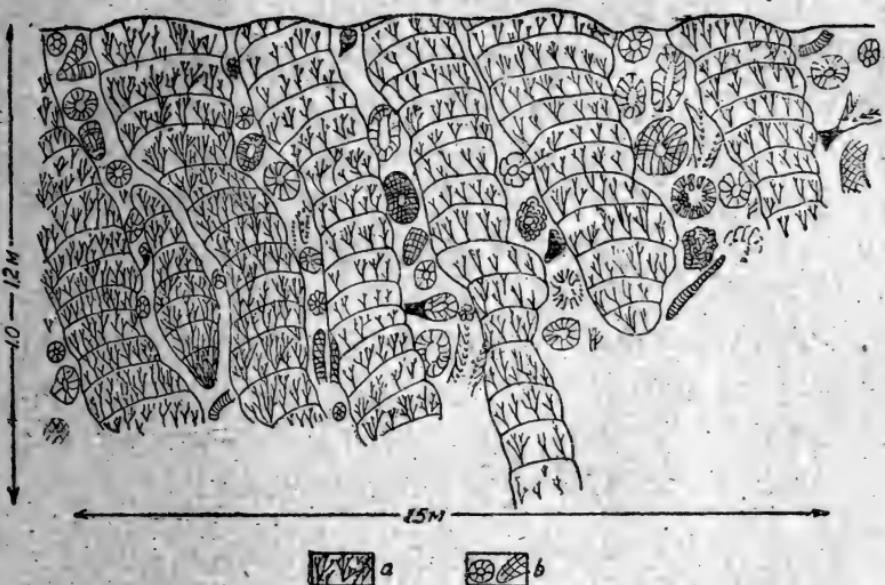


图4 含藻类-古杯类第三种类型小礁体

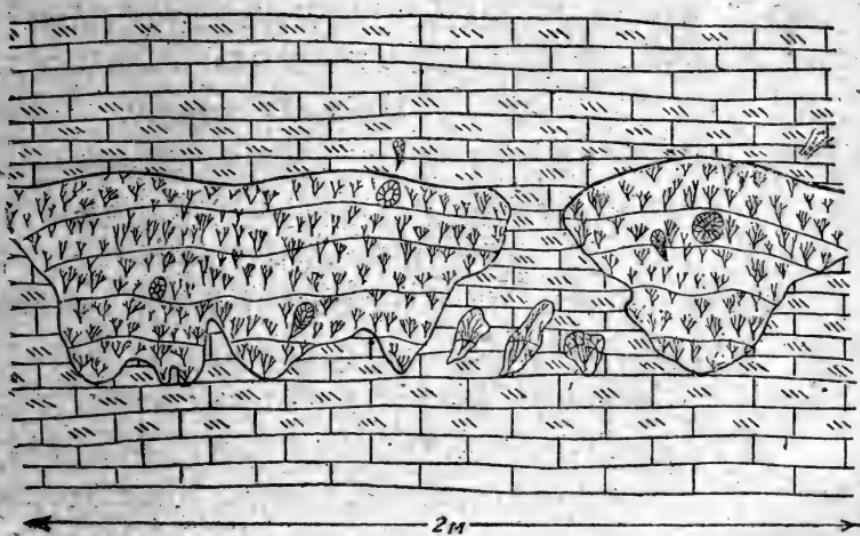


图5 含藻类第四种类型小礁体

0.6米。在这种生物小礁体内經常沒有古杯类，有时稀少的个体被发现。特别是在生物小礁体上的复盖层內偶尔出現个别的古杯类呈垂直排列。在这种类型內的古杯类尤以 *Ethmophyllum* 和 *Thalamocyathus* 二属为較多。*Coscinocyathus*, *Ajacicyathus* 二属和从前一样。有趣的是出現 *Carinocyathus*。

总起来看上述四种古杯类的和古杯类-藻类的生物小礁体的每一种类，都和一定类型的古杯类組合相联系，并出現在一定的地层层位上。

在靠近常常是真正礁体充分发育的礁带区，沒有遇到任何上述类型的生物小礁体。大多数情况下小礁体的大小比起較新年代內的礁体来要小的多。所有上述特点使下寒武紀生物小礁体成为后来真正礁体发展的初期阶段(据 Равикович, 1954)。

关于杂色岩系和其生物小礁体的形成条件問題

現在我們來試着研究形成岩石和杂色岩系的生物小礁体的环境。

首先需要指出的是整个岩系是由石灰岩組成，并且我們在所有岩石內都找到丰富的各海相化石羣——无论是否底棲的(古杯类、藻类、三叶虫)或者是漂游的 *Hyolites*。这就毫无疑问的說明我們分析的是海相盆地沉积物。在这个盆地內曾經存在过对于各种生物发育适宜的气体和盐份条件。換句話說是正常的(对下寒武紀时期)开闊海的沉积物。不同程度泥質的岩石交互层表明定期帶入盆地內的陆源碎屑物质，这些碎屑物质几乎全是(98%)細泥質。

这个盆地某些相对深度的指示可以根据 *Epiphyton* 藻类的出現，和在这个区域內古杯类生物小礁体的发育以及在地层內所含个别的古杯类的乱无次序，和橫躺的位置等事实。毫无疑问古杯类曾經被水的流动翻滾。这种波浪曾經并不十分強烈到足以破坏古杯类内部骨骼构造，在地层內我們經常找到的是完整的个体。表現在巨大的距离內以其一致性为特征的类似条件，可以形成下寒武紀平坦广阔的陆棚，直接位于渾河带的下界附近，深度在30—

50米左右。出現有平盤狀古杯類和高錐體古杯類同樣也證明水流微弱和大量帶入陸源碎屑物質。

古杯類的生物小礁體開始其發展，是當微泥質石灰岩淤泥沉積期間，但當泥質白雲質石灰淤泥沉積期生物小礁體或是一般的結束了發展，或是激烈的縮小面積。大概當時它們曾經減弱（有時是全部停止）生長。這就肯定說明了當着泥質白雲質石灰淤泥沉積時期，曾經是古杯類生物小礁體發育最不利的時期。其原因之一可能是帶入的泥質物質的增多，另一方面由正常水的鹽份轉變為某些不大的偏差。偏差就不可避免的形成微量的白雲質在該期的沉積，這些因素那一個是起主要作用的尚難說明，可能其中每個因素都曾起過其作用。

陸源碎屑物質的來源很可能系來自西伯利亞南部，該地在當時根據 B. A. 奧勃魯契夫（Обручев, 1936）的意見是“成大小羣島類型的陸地”。B. A. 奧勃魯契夫曾肯定的指出在靠近古杯類生物小礁體發育區附近為維蒂姆（北 6；東 12）中白托姆（北 6；東 12）區和阿爾丹（北 6；東 13）高原（自阿爾丹河流域向南），紅色沉積物據 B. A. 奧勃魯契夫的意見是表明在下寒武紀這些島嶼上為半乾燥氣候。

上面曾經提過在雜色岩系垂直剖面上清楚的表明泥質成份的沿剖面向上遞減並聯帶着厚度減小，而後泥質白雲質石灰層完全再不出現。在這種改變的基礎上也發生着生物小礁體類型的改變，出現在岩系底部的小而發育緩慢的古杯類生物小礁體，較新較大的奧-姆蘭生物小礁代替，沿剖面向上古杯類之外增加了藻類 *Epiphion*。這些藻類在岩系底部完全被古杯類所排擠出去，然後指出如果在岩系底部主要出現在的是水斗橫躺的古杯類個體，那麼在岩系上部（尤其是鮑托姆河上藻類生物小礁體），古杯類經常死亡在垂直的原生狀態。所有一切都說明海區逐漸加深和浸淹着供給紅色泥質的陸地。後者尚可以從另一事實加以證明即在岩系頂部完全沒有了紅色，並且雜色岩系沉積物轉變為較深水的沉積岩層。很可能正因為碎屑物質的減少，成為 *Epiphion* 藻類（可能較古

杯类对水内泥质含量更敏感)开始极繁荣发育的有利条件,并且由于藻类較古杯类生长迅速而将古杯类排挤了出去。然而当着盆地深度在加大以后連 *Epiphion* 藻类也完全停止了生长。

托姆河上的上泥盆紀珊瑚——層孔蟲礁

T. H. 别尔斯卡雅和 B. A. 伊娃尼亞

1951年我們曾赴野外研究了托姆河左岸出露于格魯瑪吐赫小河口 (Громотух) 上游的生物骨骼灰岩。灰岩出露在小褶皺的一翼，褶皺軸部為綠色砂岩組成。關於這個露頭中的石灰岩 A. B. 添什洛夫曾經指出和札魯賓 (Зарубинский) 灰岩按他的表屬與中泥盆紀上部很相似，但是對它的準確年代則仍註以問號。

作者之一研究了札魯賓灰岩中的四射珊瑚後，認為札魯賓灰岩較正確的應屬上泥盆紀 (法郎建造下部) 的結論。因為在其中找到了如 *Megaphyllum paschiense* Soshk. 和 *Phillipsastraea sedgwicki* (M. E. et H.) 等標準的上泥盆紀種類。

格魯瑪吐赫小河口上游灰岩露頭中的動物羣組成同札魯賓灰岩中之化石羣極其相似 (四射珊瑚與床板珊瑚共同的種)。在這裡從四射珊瑚中找到了 *Phillipsastraea sedgwicki* (M. E. et H.) 和 *Phillipsastraea* sp. 等等；從床板珊瑚中找到了 *Thamnopora boloniensis* 和 *Alveolites suborbicularis* Lam., *Heliolitida*, 而在層孔蟲中找到了 *Hermatostroma*, *Clathrodictyon* 和 *Stromatoporella*, 以及 *Amphipora* 等屬的新種。除此之外，還遇到苔蘚蟲，未能鑑定的腕足動物和海百合莖。

這些灰岩的出露性如果僅用一般的方法，不能判斷其成層要素，因為岩石沒有清楚的層理，同時也不形成完整的露頭，因而也就不能判斷褶曲的性質。

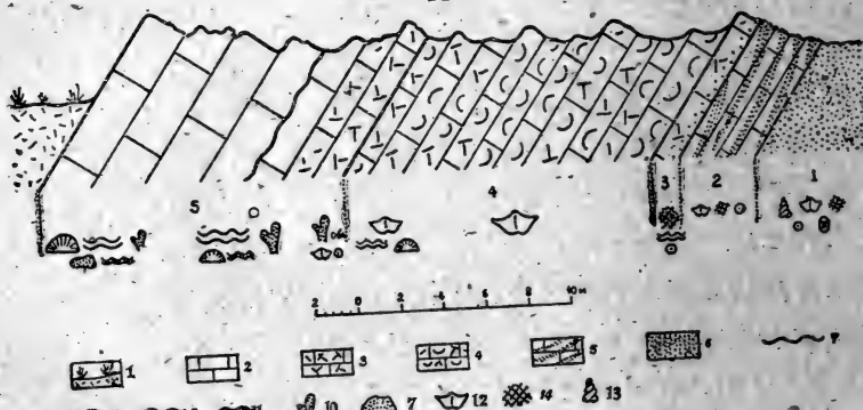
由於產狀確定的困難因此各地質學家對這一地段的構造關係產生不同的看法。德日諾夫 (Тыжнов) 認為石灰岩組成了背斜褶曲，這種褶曲具有地壘的性質，另外一些地質學家則認為褶曲是向斜性質，褶曲性質正確的判斷對於區域地層的訂正和解釋該區

一般的大地构造性质具有重要的意义。

我們的工作證明了，当注意研究出現在岩石中生物化石——它们的生长特点，各种生物的相互关系和埋藏特性，就有可能比較简单地判断这种岩层的产状(其中亦包括对它們頂板底的确定)。

这个露头的石灰岩，基本上是由腔腸动物(层孔虫、床板珊瑚、太阳珊瑚和四射珊瑚)的骨骼組成；絕大多数生物化石处于原来的

A



Б

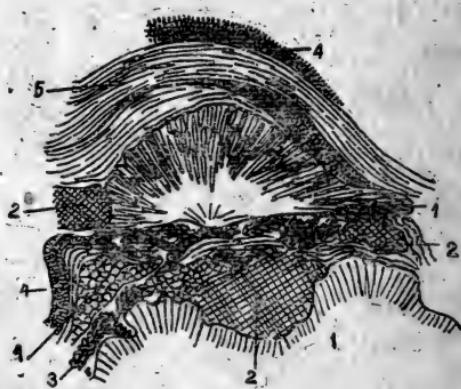


图1 A. 石灰岩层剖面图(格魯瑪吐赫河口上游托姆河的左岸)。

1. 岩屑； 2. 生物骸灰岩； 3. 碎屑灰岩，主要是由 *Thamnopora* 组成的； 4. 壳屑灰岩，主要是腕足类的； 5. 砂质灰岩； 6. 砂岩； 7. 四射珊瑚； 8. 层孔虫； 9. *Alveolites*； 10. *Thamnopora*； 11. 太阳珊瑚； 12. 腕足类； 13. 腹足类； 14. 苔藓虫。

B. 第五层上部的石灰岩的结构。

1. 四射珊瑚的羣体； 2. *Alveolites*； 3. *Thamnopora*； 4. 太阳珊瑚； 5. 层孔虫(A层中以“O”号表示者)。

生活状态。当观察时很容易看到四射珊瑚的群体往往是在一个方向上被层孔虫包围起来。这个方向毫无疑问地是指向岩层的上部，因为腔肠动物的幼虫是不可能定居在紧贴基岩群体及其碎片下面的。包围的方向亦有向着 *Thamnopora* 群体的顶部；有时穿过他们，而侵蚀面亦变成为层孔虫局部定居的地点（参阅下面）。岩层的顶底面的判定是在观察了层孔虫群体之一的穿孔后被证实的（图3）。穿孔（可能是蠕虫的穿孔）毫无疑问是存在被沉积物掩覆的群体的上面，我们观察了岩层之中的交错层后（图2）也可得出了岩层上下层相对位置的同样看法。

在褶曲的西北翼（沿着河的下游），岩层的上部向西北倾斜，在东南翼向东南倾斜，因此褶曲是背斜构造。



图 2 砂质灰岩中砂粒的斜层理(第 2 层)

现在我们来描述石灰岩层。在看到的露头上（图 1 A）礁状灰岩是覆于一夹石灰质胶结物的复矿砂岩之上（石英、长石和绿泥石）。由砂岩转为灰岩是渐变的，砂岩的顶部碳酸质胶结物的量逐渐增加并出现足类、腹足类的碎壳和海百合茎以及各种生物碎屑砂岩逐渐转变为具有交错层的灰岩（参阅图 1 A，层 2 和图 2）。然后在砂质灰岩内夹有泥质的被膜（Глинистые примазки）和大量的动物化石——层孔虫的群体，块状的苔藓虫和腕足类破碎的或完整的贝壳等等（图 1 A，层 3 和图 3）。

石灰岩中的砂质混合物向上迅速减少，并在碳酸层之上覆盖基本上是由腕足类壳体组成的石灰岩（图 1 A，层 4）。由于石灰岩相当坚硬，并且壳体保存的也不好，故未能正确鉴定这些腕足动物；仅能指出有各种石燕和无穴贝及其他腕足动物。在这里亦遇



图3. 具有穿孔的层孔虫羣体及第二和
第三层交界处之腕足类碎屑

到少量 *Phillipsastraea* 的块状羣体，不能鑑定的单体四射珊瑚以及大量的海百合莖，形成不大的堆集。在腕足动物灰岩的上部找到各种层孔虫和

Thamnopora。

腕足动物虽然在次层的下部亦有出現(分五层)，但是数量大为減少，灰岩基本上已由 *Thamnopora* 組成(很可能是 *Th. tervicornis* (Blainv.))，下部由珊瑚羣体碎屑組成，上部則由完整的羣体組成。在下部与 *Thamnopora* 一起也找到了层孔虫的羣体(其中有 *Amphipora*)，*Alveolites*，不大的四射珊瑚羣体和罕有的經過滚动的腕足动物碎壳和海百合莖。在 *Thamnopora* 灰岩底部約5米高处出現有大量的层孔虫，在剖面中这些羣体常呈透鏡体，罕有的情况下亦成半圓形。在切片中可以看到层孔虫往往定居在被切穿的 *Thamnopora* 生物礁的表面，这可能表明层孔虫活动性比起其他造礁的腔腸動物來說更能生活在流动性較大的水中，因为他們都是比較牢固地圍繞着固着地点的。在层孔虫羣体之間可找到不大的太阳珊瑚的羣体，它們的成长显然是受到了层孔虫的抑压，这些羣体的高度很少超过2—2.5厘米；除此之外还可遇到巨大的主要是圓形的四射珊瑚的羣体(*Phillipsastraea*)，其中某些經過反轉，另外一些很可能位于原生状态(图4)。个别羣体可达1.2米。其特点是缺乏珊瑚及层孔虫的碎片；完全沒有碳質的小粒，于是整个就由生物化石組成。石灰岩的上部主要是由层孔虫和床板珊瑚的片狀羣体組成，主要是 *Alveolites suborbicularis*，很少是 *Thamnopora boloniensis*，但四射珊瑚很多，太阳珊瑚亦遇到很清楚可以看到层孔虫生长在四射珊瑚及其他腔腸动物的羣体上(参阅图1B)。石灰岩的总厚度約22米。

地层強烈的褶曲和露头的不好使我們不能定出生物礁当时的

(弗兰世初期的)分布界綫和它們所占的面积，同时也不知礁状灰岩在平面內究为何种岩石代替。但是我們可以在很大程度上恢复泥盆紀后期开始时該地段存在过的环境。

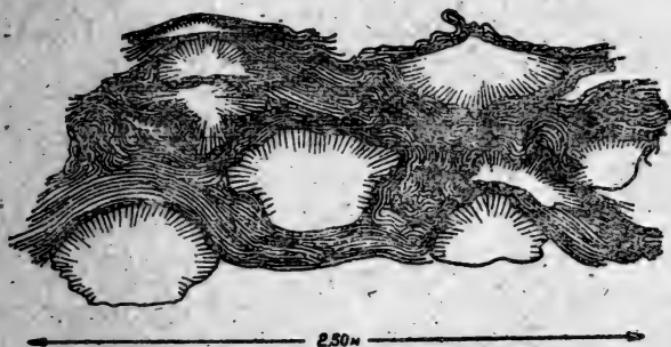


图 4 层孔虫灰岩中的四射珊瑚羣体(縦剖面)
黑线条勾出的是羣体珊瑚的上部

毫无疑问組成生物礁灰岩的各种生物的定居是与陆源物质携入量的逐渐減少有联系的。碎屑物质携入量之逐渐減弱可以由砂岩内石灰质的逐渐增加以及沿剖面开始为砂岩而后为純灰岩(基本上是碎屑灰岩)为証。这些灰岩由生物骨骼的碎屑組成,可以把它们看作是曾經生活在該地的海底上,但也有可能是由其他地区搬运而来(苔蘚类、腕足类、三叶虫、海百合等)。碎屑物质携入量的減少使大量腕足动物有可能定居并形成壳灰岩。以后几次是在流动性相当大的水流条件下形成的,还可由含量不多的細小的生物碎屑以及碳質碎屑出現在石灰岩中得到說明。出現在灰岩中的泥質被膜含量也是甚微的。

致密的壳質-碎屑沉积物的形成对于珊瑚和层孔虫的定居造成了有利的条件, 它們的化石組成了岩层的上部。这些生物的生长是在深度不大的而水的流动性比起形成腕足类灰岩来是更大的条件下形成的。正是因为水的流动性是較大的, 所以在灰岩中几乎完全缺失碳質顆粒以及有机物骨骼的碎屑。关于这一点亦可由四射珊瑚完全发育成巨大的块体(完全缺失枝状巨体和单体类型)。其中有許多并且是經過轉动的以层孔虫、床板珊瑚和太阳珊瑚

瑚的羣体都形成板状等來說明。很可能層孔蟲灰岩的組成主要是和流动性較大的水流有关，当时能生存的仅是一些能巩固圍繞着固着地点的生物。上部石灰岩形成于水速稍为減弱的情况下。四射珊瑚的羣体在这經常处于原生状态，在羣体凹处及羣体之間可以生长有 *Thamnopora* 和 *Alveolites*，而層孔蟲則处于最有利的地位(图 1, B)。

本文原載于苏联科学院报告 1955 年 100 卷第 3 期。

喀赤-塔曼半島的中新世苔蘚虫礁灰岩

В. П. 考列斯尼柯夫

很多研究者都認為喀赤-塔曼苔蘚虫礁是屬於第三紀薩爾馬特(Сарматский)層上部或者是撒爾馬特上部和麥奧齊斯(Мэошибский)下部之間的過渡層。柯列斯尼柯夫(Калесников)主要以古地理特徵為根據,把它歸入麥奧齊斯層。

苔蘚虫(*Membranipora*)石灰岩形成在泥岩內的透鏡體、球形體、橢圓體以及很厚的礁體夾層中。礁體由 *Membranipora* 羣體所組成。並劃分為內外兩部(圖1, 圖2)。



图1 礁体下部(安得魯索夫 1911)

內部主要由石灰岩塊體構成,石灰岩系由成髮狀的 *Membranipora lapidosa* Pall 羣體所組成。之間或也有 *Hydrobia* 和 *Staja* 貝殼和其在一起共生,這兩類化石分布在礁體中或各礁體之間,常造成各種生物碎屑岩。外部由兩層皮囊狀組成的岩層所構成,下層是致密的石灰岩,它被鑽孔類軟體動物(*Sphenia cimmeria* Andrus)所穿鑿。上層由蟲室呈薄層狀的 *Membranipora incrassans* Andrus 所組成。這些苔蘚虫的硬體有乳頭狀、半球形或不規則的

囊状体，硬体表面上常有很多小的 *Spirorbis* 分布着。在上层里偶能遇到一些其他的麦奥齐斯期的贝壳。



图 2 礁体上部特征 (安得魯索夫 1909)

呈皮壳状组织的岩层和 *Membranipora-Spirorbis* 灰岩夹层极类似，灰岩夹层在麦奥齐斯期系产在礁体附近，且经常和礁体发生密切的关系。当呈皮状组织的岩层在麦奥齐斯石灰岩建造期已经形成之际，礁体并已停止生长，并在海底突起成悬崖。

如不考虑 *Membranipora*，而以其他极少的化石 (*Staja*, *Hydrobia*, *Phoca*, 鱼化石) 来确定礁体及靠近礁体下部的泥岩的时代问题是困难的。在 *Membranipora* 礁的上部(在研究的露头上)位有属于麦奥齐斯层中部的岩层[据阿尔汉盖斯基(A. O. Архангельский 1930)]，部分礁体属上撒尔馬特层，部分则属麦奥齐斯层。

礁体之间或互相连系或彼此分开。它们形成为特殊的波状小丘，明显地突出在现代的喀赤和塔曼半岛上。由 *Membranipora* 石灰岩所形成的小丘有一定的规律性。它们分布在背斜的四周；在面对背斜弯曲方面山脊断为陡壁。在另一方面则分布成树根状。在向斜构造内的礁体极不发育(图 3)。

安德鲁索夫 (Андрусов 1887) 曾写过，苔藓虫灰岩的组成，

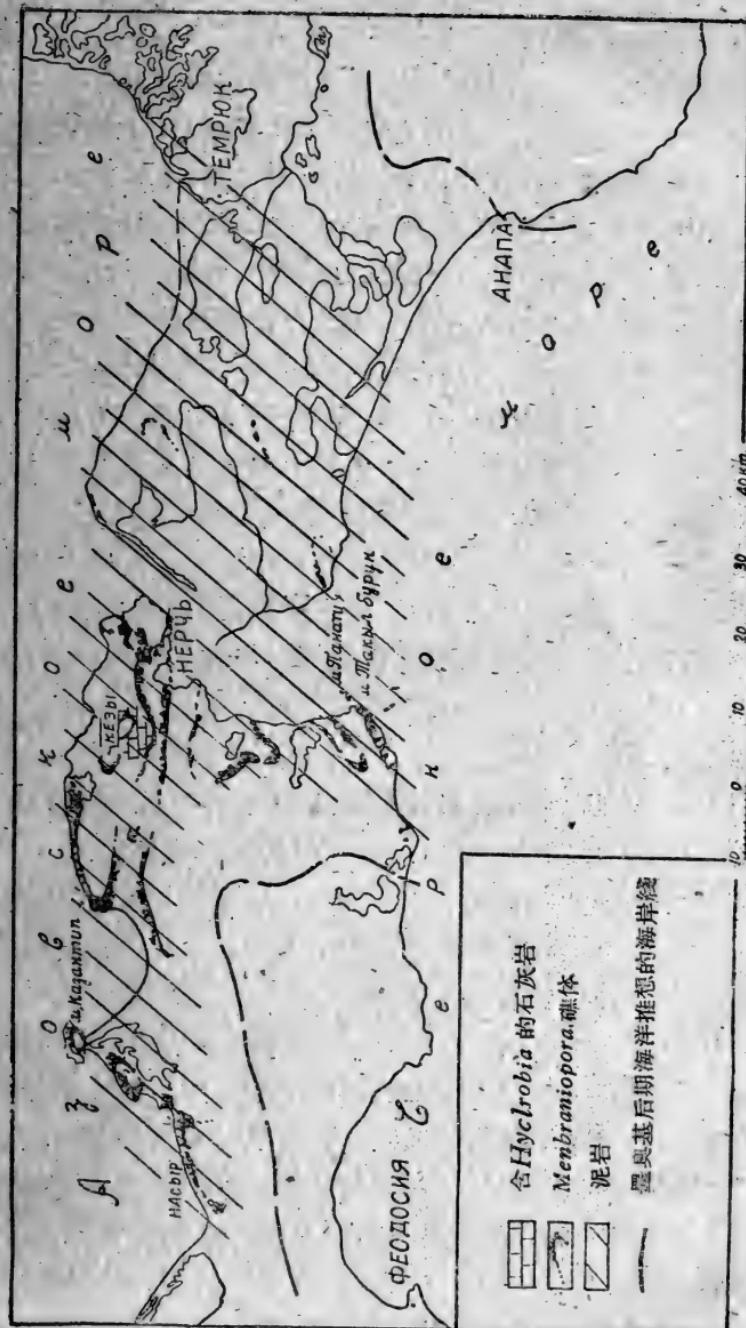


图 3 墓奥基初期海洋在尼加力海湾沉积物的分布

不可能和珊瑚礁一样，直接位于靠近水的表面。柔軟的 *M. lapidosa* 很难忍受水的压力，因此認為，苔蘚虫灰岩是产生在靜水里，也就是深度較大的海中或能防御风浪的海湾內。后来(1909—1912)安德魯索夫又写道，分布于亚速海(Азовский море)中的現代 *Membranipora* 生活在柱子上，有时几乎靠近海面，这和上述生存条件并不矛盾。如果喀赤区大面积的 *Membranipora* 礁，都近海面发育，羣体表面就不会是起伏不平，而應該是較平的表面。

Membranipora 与珊瑚不同，它的发育和海水盐的成分和純洁性关系不大。因此礁体的生长，即不一定是背向海岸发育，而是由近海岸水中的大量混浊物来决定，显然它們是向着能得到大量食物的方向生长的。許多特殊的环狀礁的形成也可用这个現象來說明 [据卡查基(Казантина)]。

礁的形成和分布說明了在麦奥齐斯期开始以前，喀赤和塔曼半島的褶皺构造已經很好地发育。麦奥齐斯期的海浸复蓋了岛屿和浅滩，而这些地区在撒尔馬特后期已經形成背斜褶曲，为苔蘚虫創造了极有利的居住条件，以后的在这里形成礁体。

这些条件当时主要只存在于喀赤和塔曼褶皺区，其他地区除庫班(Кубан)低地以外，礁体并未发見。显然喀什-塔曼区礁体的发育不仅决定于上述的海底特性，而和其区域性有关[麦奥齐斯期业尼加尔(Еникаль)海湾]。礁体位于克里米亚(Крымский)半島和位于海中部的高加索(Кавказский)半島之間。显然河流对 *Membranipora* 礁体的发育是不利的。

可以指出 *Membranipora* 礁在喀什半島上的出現是当着撒尔馬特后期的海浸开始前形成于閉塞的淡水盆地內。动物羣和盐水的一起到来，又同时迁到新的条件下，这些动物获得新的形态条件，即称麦奥齐斯期。盐盆地首先使生活在其中的撒尔馬特后期的动物羣死亡，这些化石在麦奥齐斯层里完全沒有找見。然后有 *Membranipora*, *Hydrobia*, *Staja Phoca* 的迁出(在撒尔馬特层上部并未发现苔蘚虫化石)。

在新第三紀的历史中，当生活环境不止一次地驟然改变后，生

物羣的主要形态都有繁榮的发展，例如卡拉干海（Караганский море）中的 *Spaniodontella*、康克海（Конкский море）中的 *Pholas* 和撒爾馬特后期海中的 *Mactra*。

后期有多种軟体动物的迁走，无疑的是表現了礁区大规模的 *Membranipora* 的营养物质的缺乏，在分布于开尔琴（Керчен）半島和阿娜泼（Анпский）区（在高加索）壳灰岩內的苔蘚虫的肿瘤形（Жельвакообразные）的堆积里这种現象亦能起很显著的作用。

本文选自苏联地层学 B. П. Колесников論文。

波多尔托尔屯礁体的生成和环境*

И. К. 考洛留柯

作者研究了中上新世的礁体。新第三紀的礁体使着能觀察到在古老礁体形成上所沒有的紀錄。除此之外特別在南部地帶露出甚好(有时在采石場露头約500米)。过去研究了采石場剖面,全部收集了岩性标本和鑑定了化石。在石油、天然气和鋁矾土的产地常常出現有各种不同的礁体。同时在礁体的內部构造有很多問題是同一定区域的地質构造有关,到目前为止礁体的形成条件尚未闡明。

托尔屯地帶有着显著的地理分布。托尔屯自布德(Брода)城向东南方向成窄隘带延伸至卡姆涅茲-波多尔,穿过別薩拉比亚(Бессарабия),并在司杰番涅士基附近伸入罗馬尼亞。它們分布在俄罗斯地台东南部边缘。整个地帶称为托尔屯,除此之外,薩类山脊被称为美多布拉,为上部托尔屯期。

波多尔托尔屯已經被不止一次的研究过。它們的分布外形和年代基本上被 A. O. 米哈依爾斯基 (A. O. Михальский) 确定,他解釋了上述托尔屯地帶的范围,米哈依爾斯基并确定主要的礁体組合是第二个地中海,伴随礁体的沉积年代是撒尔馬特下部。礁体形成者是撒尔馬特初期的蠕虫虫管和苔蘚虫。在礁体主要部分曾被他正确的強調指出,是常常被忽略的 *Vermetus* 及其建造的作用。但也曾經犯过錯誤,就是沒有正确的估价过 *Lithothamnium* 的作用和对全部山脊露头上的珊瑚情况。这个錯誤曾被 B. 拉夫卡列夫 (B. Лавкарев) 纠正,并指出在礁体建造中 *Lithothamnium* 有头等的意义。

* 本文原载于苏联科学院地質研究所集刊地質部分 (56) 110号 1952, 原文經過 P. Ф. 盖格尔教授少加变动。

在礁体研究的著作中，所謂礁体仅指达到水面的块狀体部分。所有其他部分由有机岩构成，原地骨骼构造埋藏未經搬运的山脊，夹层包含在成层岩内，与成层岩石相异的沉积。作者应用安得魯索夫（1915年）的命名，称其为礁块体。Термин биогерм (Куминг и Шрёк 1929年生物灰岩小礁体) 名辞和礁块体名辞为同义語，应当废止应用。同时生物礁灰岩的名称在岩石文献中沿用广泛，故应留下来，划归石灰岩类型。

礁相，托尔屯带是由两种不同年代的礁体綜合构成的——由 *Lithothamnium* 礁同灰質虫管(Serpula)-苔蘚动物-碎壳块狀礁体形成。*Lithothamnium* 礁体的分布灰質虫管-苔蘚动物碎壳块狀礁体的面积比起来要小的多。前者主要由結核带，成線沿块狀体分布成窄长的带，組成托尔屯主要山脊，称为美多波尔。美多波尔的分布也比全部礁体地带为少，在文献中經常被認為的卡姆涅茲-波多尔緯度地帶上藻类礁带內消失，但稍南部仅遇到局部不大的生物灰岩小礁体，同典型的石灰岩礁体岩性相似。

灰質虫管-苔蘚动物-碎壳块狀礁体发育在相当大的面积上，按其大小來說并不比藻类礁体属于次要地位。在托尔屯区的北部及中部(即在藻类礁体发育区内)灰質虫管-苔蘚动物-碎壳块狀礁体，构成美多波尔的西部。它們或組成不大的山岭經常发生弯曲，或者形成山丘。在遇到的托尔屯地带內宽度变动在2—3公里到15公里之内。托尔屯分布在这个地带內很不平均——在某些地方形成不同的块狀体堆集，在另一些地方在很大的距离內缺失。在南方藻类礁体末端圍繞着另外最南方的 *Lithothamnium* 块状体，并轉入到东方主脉，加強美多波尔最南方的末端。較老的古老礁体的年代为上部托尔屯层。

在波多尔上部托尔屯海浸盖在由白堊紀和志留紀組成的岩石上，上托尔屯海浸在各个地区淹复过不同的陆地地段。有些区域对下复岩层进行了深刻的浸蝕，在另一些区域海浸沉靜的覆盖过大陸。这些地带互相之間形成交替。

在紧接礁体形成直接的前一时期，即在当时形成礁体生长必

需的条件时，其岩相分布如下：

由西部覆盖在含石膏盆地的大部区域及盆地斜岸，在按照沉积物性质非常相近的情况分布有 *Lithothamnium* 宽广的地带。在志留纪灰岩块体区内，这一岩相的沉积物转变到有些异样的泥质 *Lithothamnium* 沉积。其厚度比更西部区较小。在这个东坡开始了碎壳堆集，属于最有兴趣的第二层岩相——窄长的有机碎屑礁带。在更东方的岩相重新分布有 *Lithothamnium* 的广宽地带；在靠近司徒基尼查河，此岩相被碎壳沉积和近岸砂泥沉积代替。上述岩相在此地区分布在未经浸蚀的白垩纪砂质沉积上（明科维兹区）。

在礁体带生长期間最广泛分布的是 *Lithothamnium* 的丛生地帶；这个地帶不是唯一的岩相，而是一系列綜合相近似的藻类相——圓球状 *Lithothamnium* 相，分枝状 *Lithothamnium*，短束状藻类相。这些不同的相常常沿走向互相变化，在時間上互相交替。

在这个地帶海底盖滿藻类——广义的 *Lithothamnium*，其中包含有 *Lithothamnium*, *Lithophyllum*, *Archaelithothamnium* 各属的代表，在它們生长时形成稍扁圓的球状結核，大小变化在 2—3 到 9—11 厘米，球体彼此以其平面互相接連。在其間含有的有机碎屑物和泥質物为量不多。在这种岩相条件下沉积的 *Lithothamnium* 球状灰岩被我們划規为生物小礁体（Биогермный）岩，因为它們是由藻类遺体的原生地堆藏結果形成的。同它們一起共生的永远是一定的生物組合 *Chlamys elegans* Andru. (最常見的种) *Ostrea cochlear* Poli 偶有 *Vermotus* sp.

在現代海洋中类似的岩相，知道分布相当广泛，在发展上表明經常出現在 30—50 米深度內（Вальтер 1885, Вебер-Ван-Боне 1904）在这个地区内伴隨有相当丰富的生物羣。托尔屯球状灰岩內大化石的貧乏同現代类型相比較是因为現代类型含有大量泥質。

同現代类型組織进行比較，可以認為球状 *Lithothamnium* 形成在水流迅速条件下，带来泥質物很少。

在大量泥質的环境內形成的 *Lithothamnium* 其形状是另外的

类型——小瘤状和枝状类型，形成紧密的生长，并形成泥灰质灰岩，在其中起主导作用的已经是 *Lithothamnium* 碎屑物质。

在这个时期内，最有趣的岩相是由各种不同大小的有机碎屑岩组成的礁带。这个沉积物地带的宽度并不大——1—3 公里，在长度上常常达到 40 公里，而全带长度达到 100 公里。在这里岩相堆积厚度到 60 米。在邻接地区最大的沉积厚度约 10 米。这个礁堤是由按大小不等的（0.5—2 毫米）碳酸质有机碎屑岩经过滚蚀和未经过滚蚀的颗粒组成的。大多数颗粒是由 *Lithothamnium* 碎屑构成；极少数是由軟體动物碎壳破裂的结果。在这个礁堤居住的有单调的牡蠣群 (*Ostrea digitalina* Dub. 和 *O. cochlmar* Poli) *Chlamys* (*Ch. elegans* Andrz. *Ch. multistriatus* Poli)，稀少的情况下遇到 *Venus*, *Pectunculus*, *Vermetus* 各属的代表，圆形苔藓动物群体，海胆刺以及相当丰富的有孔虫。最有趣的是在一定期间牡蠣大量的居住在礁体上，但从来不超过牡蠣礁堤以外。后者为局部的特性，因此并不在同一时间内盖满大面积的礁堤。*Lithothamnium* 是主要供给形成礁堤的破碎物质，在其上未找到完整的群体。在有机碎屑厚层岩系内遇到 *Lithothamnium* 生物夹层。在岩系的上部出现某些上部岩系内未有的礁体藻类，某些种苔藓动物以及生物礁灰岩典型的 *Lithothamnium* 生长体。

由研究现代海相沉积的经验知道碳酸钙质的碎屑物质常常发生在有限的地带，这个地带很快地会表明地形起伏情况。看来这种情形也曾经表现在正常研究情况下。就在这种高起部分时常能形成 *Lithothamnium* 生长有利的条件。有时表明在礁带岩系内有成层的或夹层的球状灰岩组织。可能这种现象也常在现代海洋内观察到，表明了 *Lithothamnium* 的生长曾经限制在浅滩外部狭窄的地带内。在浅滩本身以内产生被破坏的外部边缘 *Lithothamnium* 长堤地带的 *Lithothamnium* 砂，在无数次的强大力量的浸蚀破坏下产生了 *Lithothamnium* 生长的全部破坏，并将物质带到浅滩上来。类似的现象是珊瑚砂的堆集，可以在现代珊瑚礁的附近浅滩和岛屿上被观察到 (Kuenen, Stephenson, Spender)。

这个碎屑物质窄长地带堆集的原因可能是在其西部直接有背斜构造上升(志留紀灰岩块体),这个斜坡可以形成海底地形。这个块体的性质是难以确定的,因为按其覆盖着的沉积物性质来看,无疑地可以说上升的形态是在礁带西部曾经存在的。但因为是构造的上升,也就是背斜上升,我们仅有间接的证明——这个上升的平行构造为乌克兰西部基本构造单位,并沿上升轴向排列在其南方末端更南一些。白垩紀和第三紀的地层褶曲也是沿同样的方向,并有升起。

上部托尔屯部礁相在区域上的分布严格地限制在礁堤发育区内。岩相轉变到礁体的基本原因,应当是考虑到礁体生物 *Lithothamnium* 能生存的理論水平。生物礁灰岩在这里包围着有机碎屑岩层。因此,它们的地帶在极远的距离内非常不寬(1—2公里)。由有机碎屑灰岩轉变到礁体的发生是非常突然。虽然在礁堤沉积内也曾經出現过某些逐漸过渡的准备現象。由礁带向东或向西繼續存在过同前一时期相近的岩相。由形成礁灰岩山脊向西去,并同有机岩相联系出現斑状小砾石的灰岩,該岩石清楚地是由礁体的破坏。但是这些沉积的厚度比較起来不算大。由山脊向东堆集有泥質极多的 *Lithothamnium*,常常是礁状灰岩,并向东轉变成近岸浅砂質-碎壳組織。由 *Lithothamnium* 沉积向砂-壳沉积的轉变是逐漸发生的,常常是各种生物礁灰岩的大部消失和 *Lithothamnium* 作用的減少。相反地是碎壳数量的增加。很清楚地是我们所研究的海底曾經是浅水近岸地帶的沉积地帶,这里对于藻类 *Lithothamnium* 的生活一直是不利的,并可能在此不大的地区有过淡化,因为这里找到的化石羣比起較西部找到的同种化石个体較小 (*Phacoides borealis* L. 2—2.5 毫米) (小十倍); *Turritella bicarinata* Eichw. (小五倍)。

过去据米哈依尔斯基的意見在不大的区域内上部托尔屯礁体的建造者是藻类 *Lithothamnium*(各种不同的属和种)。最近期间由于达維达士維理的工作證明珊瑚在礁体建造中起相当大的作用。这个結論在广阔的采石場(长 500 米),野外觀察和在 500 米內不

大面积上从 0 到几米羣体珊瑚的发现。特别是 *Lithothamnium* 在这里比起成层岩相內化石为另一种类型，其中以包裹体形的藻类生长占主要，这并不是偶然的现象。也正是这种現象不仅是对于所有 *Lithothamnium* 为标准型，而且是苏联北海上部亚潮带和潮汐带的典型。在礁体岩层建造中蠕虫附着的 *Vermetus* 壳子起着很大的作用，或聚在一起或大部份分开居住，或在 *Lithothamnium* 之間形成单独的个体。并常常开始形成为 *Lithothamnium Vermetus* 灰岩。参加这一造礁的生物还有苔蘚虫和珊瑚，虽然在体积方面并不占主要作用。珊瑚 *Siderastrea* sp., *Orbicella* sp. 建成不大的构造(厚度达 10—15 厘米)。它們在生长上并不和 *Lithothamnium* 一样。同样比藻类生长較慢的有苔蘚动物 *Cheilostomata*，在藻类 *Lithothamnium* 表面形成壳皮，在磨片上可以看到 *Lithothamnium* 生长較快，并围在苔蘚虫周围生长。

礁带特有的居住者是各种不同的钻孔者 *Lithophaga* sp., *Jouannetia semicanalata* des Moue., *Solen* sp. 它們的化石(一种内模)总是位于礁体灰岩內，組成其中最常遇到的化石。除此之外在这种岩层內常遇到 *Haliotis volhynica* Eichw. 組成“假礁堤”，也就是已死亡的大量从外形上似牡蠣的礁堤壳堆积。由于生物生活在礁岩的裂隙內，并埋藏在当地，而并不发生在有机碎屑岩內。其余的居住在礁上的化石羣形成有机碎屑的埋藏羣，堆集在礁体上。这一埋藏羣有极丰富的各种代表——*Conus dujuardini* L., *Lima* L., *Chlamys multistriatus* Poli, *Ch. gloriamaris* Dub., *Ch. elegans* Andr., *Spondylus* sp., *Ostrea digitalina* Dub., *O. gryphoides* var. *gingensis* Schloth., *Chama gryphoides*, *L. phacoides borealis*, *L. venus cincta* Eichw., *Cardium* sp., *Modiola* sp., *Oxystella orientalis* Cossm., *Cerithium* sp.。

在其中明显地拥有碎粒壳，并和它共同在礁岩系內广泛的发育着 *Vermetus* 的碎片，說明在藻类植物覆盖礁体内有广阔的发育。

由藻类組成的礁体成板状。它具有平坦的底表面；仅在少有的情况下具有不大的凹陷，并完全能和上层表面分开，其結果，使

礁体厚度变动于 30 — 45 米，礁体的斜坡（不是山脊）很陡，从 30.— 80°。

表面的側部以及块体上部表面蓋有撒尔馬特沉积物。

在礁系內层理表現十分清楚，但有不同的特点；它表現 *Lithothamnium* 夹层生长的同心状。全部藻类岩系划分成由几个(2—4)同心状夹层組成的大块状体，同心状夹层(約 0.5—1 米)划分出中心部分，具有半球状或椭圓体，直径約 2—3 米。往往仅觀察到这种特別球体的上面一半。在各层之間分开的壳状夹层为微晶質灰岩和泥灰岩交互层。这夹层的上表面清楚的表現为皮壳状特点——小瘤状、纤维状，其厚度变动于 2—3 厘米到 0.5 米。

这一岩性另一个有趣的組織特性是它們垂直地分开。全部礁系被一系列的泥質夹层劈开。其夹层厚度从 0.1 到 0.5 米，它們有时弯曲有时分开。在这些泥岩內找到撒尔馬特层微体化石。这些泥質层的发生应当同藻类礁原生划分的狹窄裂隙相联系。类似的情况常在現代珊瑚礁 *Lithothamnium* 帶見到。这些裂隙在撒尔馬特期一开始曾被撒尔馬特浸蝕冲刷，并充填以由礁頂带来的最細物质。

托尔屯 *Lithothamnium* 礁体的形成条件和生态在很大的程度上可用現代藻类珊瑚礁加以說明。根据文献的資料 *Lithothamnium* 的种屬(广义的科)遇到的是(1)典型珊瑚礁組成的部分，除此之外它們組成两种独特构造；(2) *Lithothamnium* 围繞珊瑚礁；(3) 純藻类礁体。*Lithothamnium* 在除去印度尼西亚以外已在各种大洋內的礁体上都曾遇到。最主要的是在紅海和印度尼西亚緬甸半島巴干姆礁堤。上述一些类型組成的特征是在其发展时局部的上层水流速度大，也就是在最大的冲刷浸蝕地帶。藻类礁体最有兴趣的特点是：

1. *Lithothamnium* 构造成皮壳状，形成水下变化激烈的地形，即藻类生长堆集成狹窄的凸状山脊，是水下分波岭。
2. 組成有机构造的厚度非常不大——开始为几十米。
3. *Lithothamnium* 无区别的对待海底特性，居住在其凸出部

分，例如在緬甸半島附近发展在坚固的海底上，在紅海近岸水下山脊上是在硬坚的方形石灰岩上。

4. *Lithothamnium* 相建造常常混有不多的珊瑚。

5. *Lithothamnium* 在礁相內主要地发育成同心状，极少的情况下成瘤状組織，同时在較深区内主要成丛(枝)状。

絕大多数的 *Lithothamnium* 相的特性同珊瑚比較是更能适应海浪地带的生活。珊瑚虽然也是海浪地带的生活者，但并非經常直接遭受波浪打击。

如果我們把波多尔藻类礁体同現代的作比較就可以看出，它們是典型的这种造礁建造者和上述构造条件(地台边缘)并拥有所有上述現代类似的特性。

在托爾屯区域內发育的第二种礁体組合，同上述藻类礁体有显著的不同。严格正确的來講这些組織已經不是礁体。它們仅仅可以称为礁块体，除此之外对它們周围的岩相，这些組合是同显著的侵蝕性相联系，这些礁块体的形成是同小的 *Serpula* Онкоид 上生有大量的 *Serpula* 及碎壳灰岩相联系，这些組織的特点在建造細粒灰岩的构造上起着主要的作用。这些灰岩完全是由上述有机的 Онкоид 之間的过渡物构成，除此之外在大块体内部有时是巨大的独立地段。这个微晶質灰岩主要是由碳酸質方解石的化学作用和由藻类破坏成的极細小的机械顆粒所形成；在这些灰岩内完全缺乏典型礁体的組合(潮汐带的生物羣和钻孔类型)。

撒尔馬特生物礁灰岩組成相当大的厚度(到 20 米)，但为不規則的外形堆积。它們具有不大的个别椎体堆积，有尖頂端和陡坡或成脊状，有时弯曲并划分成单独的个体。它們仅分布在礁体西部，这是同由西部山脊带来碎屑物分不开的，并和不平均的、变化強烈的水文环境分不开，在这里是西部近处和礁体山脉之間一狭隘地带，适合动植物羣的腐蝕分散。仅在藻类礁体南端，撒尔馬特礁块体分布区強烈变寬。

类似的礁块体，不論是按其造礁生物或者是礁体形态，都常常发育在海洋内地台上，并具有大量的陆源沉积。

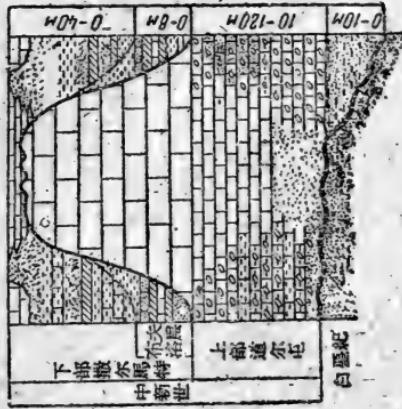


图 3

图 1 乌拉尔西南地质构造图。1. 撒尔马特(上部道尔顿层); 2. 未划分的撒尔马特(下部道尔顿层); 3. 白垩纪; 4. 前寒武纪, 中撒尔马特礁体; 5. 下撒尔马特礁体; 6. 托尔屯礁体; 7. 托尔斯地台; 8. 亚速——波多尔山的切面。图 2. 穿过托尔屯波多尔山的切面。1. 第四纪; 2. 中撒尔马特层; 3. 下撒尔马特层; 4. 上部托尔屯层; 5. 上部道尔屯层; 6. 下部托尔屯层; 7. 格尔至特; 8. 白垩纪; 9. 泥盆纪; 10. 前寒武纪。

图 3 波多尔中新世礁体构造

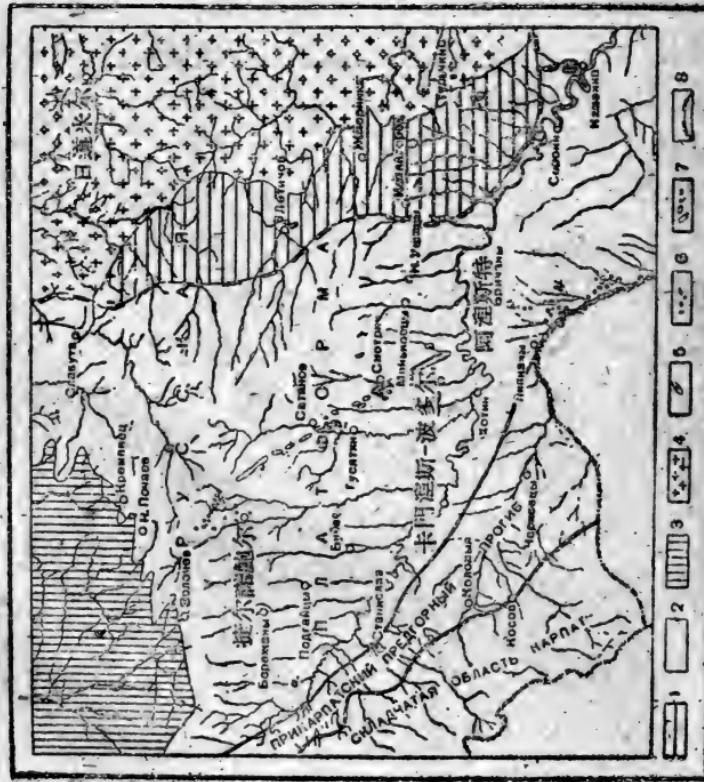


图 1

图 2



1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8.

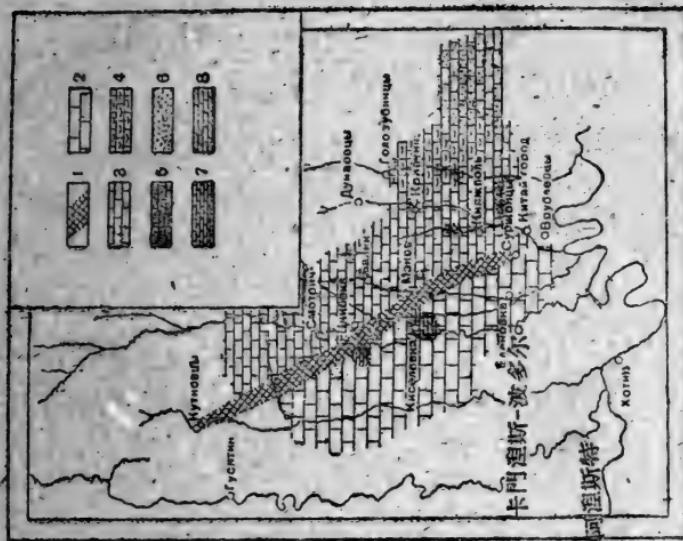


图4 托尔屯洲带生长分布图

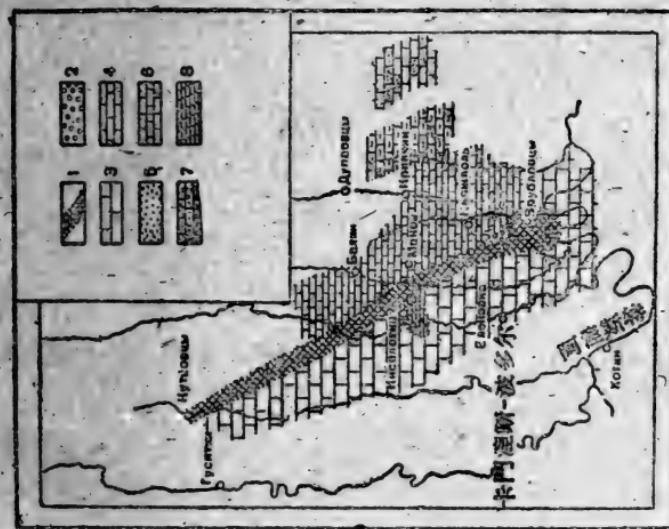


图5 道屯尔期礁带分布图。
1.藻类礁体；2.西部灰岩带；3.东部灰岩带；
4.壳灰岩带；5.近岸带；6.砂屑堆积带；
7.由礁体上带来碎屑物质；8.泥质区。

化石遺跡學（Палеоихнология）問題 和环虫动物的地質意義

P. Ф. 盖 格 尔

化 石 遺 跡 學

鑑于在各地質時代的沉积中經常遇到各種蠕虫活動的現象，這些蠕虫是屬於多毛綱（полихеты）或屬於其他各類的蠕虫——我們扼要的來研究生物化石的遺跡，這些遺跡尚在不久以前還被劃歸所謂有問題（Problematic）的組織構造內。

作為古生物學的一部分，從事於研究已絕滅不論是動物或植物的生活遺跡稱為生物化石遺跡學（Палеоихнология）。

生活遺跡是過去有機物活動的全部痕跡，這些痕跡被留印在無機和有機界的底層上或底層內（例如伏臥的遺跡、爬跡、洞穴等）。必需把留印在各種底層上的由於自然營力所形成的特徵（漣波、降雨的流動和雨痕等）同生物生活遺跡區別開來。因此必須分清 1. 實體化石，2. 生物体印痕，3. 生活遺跡，4. 各種標誌（指無機界自然力所形成的。——譯者）。由於各種刺激活動（如向光性，趨地性，導電性等現象）的反應，常常留印下各種生活遺跡。

化石遺跡學只有在生物學和地質學互相密切的配合研究下才能收到效果。同時現代活着的動物遺跡（包括某些植物例如藻類）也並未得到廣泛的闡明，因為對於動植物學家是少有興趣的。

極其稀少的情況下，能夠討論到留下遺跡的生物所屬的分類地位，但是生命遺跡的生態意義卻是比較易于理解的。因為遺跡的生態意義對於各種生物類別和對於各地質時期是一樣的。正因為如此，化石遺跡學可以利用對現代生物各種活動所留下的痕跡的觀察收到巨大的效果。為了解釋化石遺跡我們也可以利用現代生

物學的試驗。

由于这种原因,化石遺跡學一定要利用現實主義的方法。在这方法某些古生物学家和地質学家曾經很早就以現代生物來“比較化石遺跡”并且成功有效的研究着現代生物的痕跡¹⁾。特別是海洋无脊椎动物的遺跡²⁾。

同化石遺跡進行現代生物痕跡的比較重要地不仅是可以了解現代生活遺跡的形态和它們所棟屬的生物門類,更重要的是也了解它們的生态和生理,以及能够遺留下生活痕跡的环境,极少的情况下动物化石和它們的遺跡才能共同保存下来(可以举出侏罗紀后期佐林果芬板岩內 *Limulus* 獸屬及其遺跡)。因此唯一的方法是遺跡的互相比較。同时也必須承認在現代我們所能觀察到的仅仅是近海岸退潮以后或盆地靠岸地帶的痕跡。特別是表层上的痕跡,而大多数我們已知的无脊椎动物化石遺跡却是岩层內部的遺跡,即沉积岩系里面的构造,和曾經生存在深水地帶的生物遺跡,研究这种岩层內部的遺跡并利用到古生物学上是今后的任务。

在觀察現代的海洋生物(蠕虫或軟体动物、甲壳动物和其他門類)生活痕跡,古生物学家亲眼見到的是下列事實: 1. 棟屬於不同分类地位的各种生物可以遺留下相似的生活遺跡,并且經常表現他們是相似的生态和相似的生物羣居住場地; 2. 同一种生物可以在不同的底层上或不同的生物羣居場地上遺留下完全相异的遺跡; 3. 即便是同一种生物的洞穴不同的部分,与其生态功用相联系也可以有不同的形状。因此当着闡明化石的生活遺跡时无论是否留下遺跡的生物体构造,它們的生态特征以及沉积物的自然条件都有着同等的意义。

主要由古生物学家們觀察和进行研究的現代海洋动物和它們留下的痕跡,使从前作者們很多的錯誤得到了糾正。特別是証明了远非全部地質时代的无脊椎动物生活遺跡象曾經一度認為的

1) 參考 Нагорст 和 Фрэнсон 的著作。

2) 參見 Руд, Рхитер, Вейгельт, Генцшель 和 Шефер 等的著作。

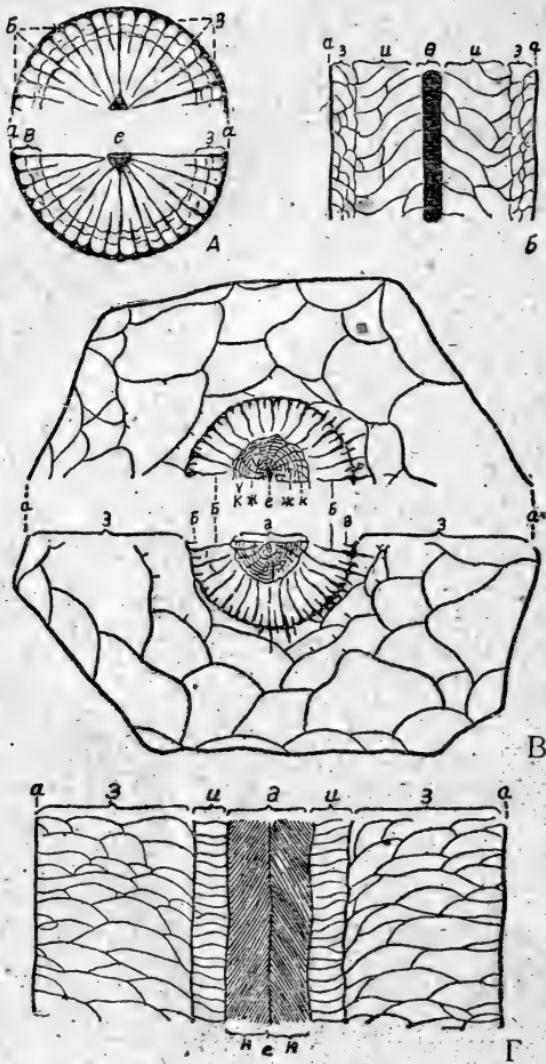


图1 *Lithostrotion* 和 *Lonsdaleia* 珊瑚个体的各部分构造

- A. *Lithostrotion* 的横切面;
- B. *Lithostrotion* 的纵切面;
- C. *Lonsdaleia* 的横切面;
- D. *Lonsdaleia* 的纵切面。

垂直骨骼要素組成部分: a. 外壁; b. 第一輪隔壁; c. 第二輪隔壁; d. 中柱; d. 中軸圓柱体; e. 中板; f. 放射板。水平骨骼組成部分: 3. 泡沫組織; u. 床板; g. 中軸床板。

都是蠕虫所遗留的¹⁾。并且相当大的部分是属于各种节肢动物(三叶虫、十足虾等)、軟體动物(瓣鳃类、腹足类)和其他动物的遗迹。

保存清楚的生活遗迹往往同化石实体同等的给予属名和种名,但是他们在大多数情形下仅有名称术语(不是分类学)的意义。在现代分类和命名的问题上在化石遗迹学上处于混乱的状态。

B 必须进行旧有名称和概念的修正,特别是当着很多著作描述和叙述各种生活遗迹时,在大多数情况下并未给予这些构造的真实自然意义。

生活遗迹的合理分类可能仅只建立在生态的基础上;并且生态分类将包括在各种生物的分类方面,例如:生态属(Ichnogenus)和生态种

1) 在更早时期很多生活遗迹被误认为是藻类的印痕,并以植物学上的学名来命名(例如 *Fucoides*, *Chondrite*, *Caulerpites*)。

(Ichnospecies) 在极少的情况下才和真实的动物种属相符合。除去脊椎动物足跡和某些无脊椎动物，例如蟹类 (*Limulus*), *Polydora* 管跡等等以外，对于較高級的生物遺跡分类单位完全缺乏遺跡的特征，根据化石遺跡直接區別两个相近的种，要比較按照从新发掘遺跡然后再来猜測“肇事者”的一般的分类地位要更容易些。

現代无脊椎动物活动痕跡的一般分类(对于蠕虫及其他門类)是由 A. 捷拉赫 (Seilacher 1953) 完成的，他把生活遺跡划分为以下各大类别(图 1)。1. *Cubichnia* (停跡) 当钻泥生物平臥在底层时所形成的。2. *Domicihnia* (造窩遺跡) 形成水流并借以得到食物的半固着生物，长期居住的生活遺址。3. *Fodinichnia* (以食造巢) 食物消化后排洩物的建造，并供半固着生物同时可居住又可捕食。4. *Pascichnia* (游动覓食遺跡) 当着在淤泥內爬行或钻孔以及寻找食物时而发生的遺跡。5. *Repichnia* (爬痕) 产生于底栖生物活动(或半固定的生物)前进的运动。

环虫动物的历史和地質意义

大部分到达我們現代的生活遺跡可能是属于环虫动物的。这一类生物具有悠久的地質历史，环虫动物在前寒武紀发展起来，并且形成为現代的 *Annelida*, *Onychophora*, *Arthropoda* 和 *Mollusca* 各分支的主干。

在加拿大寒武紀所发现的 *Annelida* 化石証明了他們在古生代的开始就已經具有多样性和有了很好的分化。中寒武紀的某些 *Annelida* 和現代活着的极其相似。由寒武紀到現代发现的仅仅是爬痕和虫管，这些遺跡可以隶属环虫类或其他蠕虫。

各种不同的虫跡发现在寒武紀以及其后的各地质时代。由下寒武紀开始已知的虫管有矽質的(如 *Platysolenites*) 和几丁質的(如 *Sabellidites*)，在奥陶紀时石灰質虫管的分泌数目逐渐增加(如 *Spirorbis* 等)。

虫管很少引起古生物学家和地質学家的注意，因为它們非常細小，不美观并具有較少的特征。并且它們对鑑定地質年代的意义

尚未很好的研究。在大多数情况下蠕虫活动发生各种类型的遗跡。有关现代的和化石的蠕虫及其遗跡分散于各种不同的出版品，或者它们并未被报导。这种情况也使古生物学家忽略这门动物。直到今天极其不同的虫管仍被简单的命名为“*Serpula*”。各种在分类上不同的蠕虫活动遗跡，在绝大多数的情况下仅仅以极简短的所谓“虫跡”加以解释。同时比較細致地研究虫管化石証明了，正象不止一次地研究被抛棄的其他各动植物門类一样，他們的多样复杂性和地层意义都有其地位。談到无数的蠕虫活動遺跡，对于地質学家和古生物学家，就具有多方面的地質意义。

蠕虫活动遺跡在多数情况下对于整个地层极少是有用的。因为他們給予的是保存不佳的生物形状，很少能表現它們的行为。正因为如此，同一种生活遺跡的面貌，除少数例外，都具有长时间的地質分布。尽管如此，根据严格的适应性和大量的发现，蠕虫生活遺跡可以很好的供作近区域的剖面对比的根据。

对于岩相分析和細致的古地理再造，蠕虫遺跡有相当大的意义，生活遺跡本身在某一个地层內出現就說明在該盆地海底地段曾被居住过，有时对解决海底水系的状况問題是很重要的根据，正常海，咸水和淡水沉积物和各种不同的生物居住場所都有各种不同的生活遺跡。最丰富多样性的遺跡类型是海生沉积物，并且各种不同的海相地层含有各种不同的遺跡“点綴”。

蠕虫生活遺跡很好的指示岩层要素，指明上下岩层表面，因为在上下表面上他們往往表現的不同。这对于当着区域工作中常有构造变化时是重要的。虫跡常常清楚的指明沉积物的原生状态（疏松，坚硬），它們硬化的速度和成岩过程等等。

穿过环虫动物的消化道，对于海洋沉积和大陆土壤复蓋层在地質时期进行过相当大的和現时代正在进行着巨大的地質工作。曾經計算有关现代生活在砂質潮汐带的砂虫 *Arenicola marina*，在砂内钻成U形虫管达0.6米深，完全穿透这个地层，排洩物通过消化道并在两年時間内重新上升到地表上。环虫在其生存的地質时期也曾如此，如 *Arenicolites* 它們的虫跡和 *Arenicola* 相似，并发现

于泥盆紀及其以后的地層內。实际上當着在海相砂岩風化很厉害的条件下可以見到充滿这种蠕虫鉆凿的通孔。在某些情況下被發現的虫跡和围岩的顏色相异（可以举出烏克兰白堊紀胶結質的泥灰岩和伏尔加河流域的老第三紀白堊紀）。因此可以認為淺海的和湖相的沉积曾經不止一次的通過环虫及其他蠕虫的消化道。在这种情形下沉积物經受过机械的和化学的作用，这种充滿虫跡的沉积物經常以較細小的顆粒；完全或部分缺失有机物质并含有較少量的溶解盐和未經触动的沉积物分別开来。

在坚硬岩石上鉆孔的蠕虫，例如 *Polydora* 或 *Trypanites*（古生代）发生过同鉆孔的瓣鰓軟体动物，海綿，鉆孔的藻类以及其他生物相等的巨大破坏作用。

石灰質虫管 (*Serpula*) 有时形成相当大的堆集，这种情形曾經在別尔穆得 (Вермудский) 半島被描述过。該地微小的环礁主要系由 *Serpula* 虫管所形成，从各地質时代中到現在岩层中大量的 *Serpula* 虫管局部堆集，有时具有造岩意义。

本文系尚未出版的“苏联古生物学基礎”中的一个部分——
палеоихнология——P. Ф. 盖格尔教授的手稿 1957。

輔助參考資料

在米丘林學說启示下論下石炭紀珊瑚

Lonsdaleia 和 *Lithostrotion* 的形态发生

T. A. 多勃罗柳波娃

序　　言

有关自然科学上的基本問題的任何发现，通常不局限于一門科学，而是推广到与本門科学相近的甚至不相近的专门科学，同时用这种新发现的观点来修正以往所有已存在的概念。这些和已为米丘林所发现的植物有机体异質性有联系的，而且和植物的种的形成是有关的。李森科写道：“外界环境的条件变化，对于每一有机体的特性很重要，早晚要改变种的特性即一个种产生了另一个种。一个物体的异性质或者植物有机体的异质性的特点是有許多不同的种，在有些情况下可用肉眼觀察得到的”。以后李森科又指出：“在种的形成問題上所得到的材料，涉及的只仅仅是植物界。在动物界关于种的形成过程，还没有切实的实际証据。但是能坚信，生物学上米丘林學說的发展很快地給予可能性亦即按照动物学的目的物，积累与植物界相似的資料”。

形态发生 (Формообразование, Morphogenesis 另譯为形态形成或个体形成) 过程的結果，产生了近代动物和植物界的很多各种不同的形态，从有机生命产生的那时起，形态发生过程是不间断地在地質史上不断地发生，而种的发育过程的研究为苏維埃古生物学的重要任务之一。米丘林的功績和近代植物的形态发生的規律的发现，在解决发生在过去时代的形态发生的复杂問題給予古生物学很大的帮助。无疑地，經過古生物学对于形态发生的新的提示，对地質科学有影响的，在以前的地层学方面，促使地質学家去

修改和改变已經提出的每一地层层位的对比。在古生物材料的性质范围内，当然不能說明形态发生过程的很多方面，但是恰好能說明用現代有机体不易解說的方面，同时亦仅能說明在地史上进行的形态发生过程的途径。仔細研究动物化石，能够明显地看出地史上的形态发生方向的規律，这个規律同样应用指示近代有机体的形成。

下石炭紀的四射珊瑚是动物化石羣的其中之一，对于該屬的觀察特別适宜，它所表現的变化和形态发生比动物有机体的其他組羣明显。珊瑚化石是珊瑚虫的外骨骼，它的变化是发生在生命過程的軟体时，同时从自由游泳生活的幼虫固着时开始，变化就产生的。因此当外界环境改变时珊瑚有机体的原始部分容易起变化。

但它的变化和它的形态发生規律能否觀察得到？当珊瑚的研究不深入时变化似乎很混乱。但是古生物学家和地质学家知道它是不混乱的。在每一系、統、甚至每一层，珊瑚如同別的动物化石一样，以自身的外形为特征鑑定沉积岩的年龄，而按照其他的材料（沉积岩、地层及其他）沉积岩的年龄是不能决定的。事实上，愈小的地层单位，它的年龄测定愈困难，同时和其他沉积岩的时代对比亦愈困难，特別在內陆地区。地层年龄常常是依赖于某些种存在的時間性，而这些种存在的時間和其所在地层的沉积是相应的。莫斯科近郊盆地沉积岩的仔細研究，指示出有些单位時間的动物化石差不多沒有变化，同时又能觀察到某些情形，即有时动物化石有引証产生新个体急剧变化的特点。在地质剖面內，带有大量的化石而厚度不大，不超过 20 到 30 厘米的岩层是符合于上述情形的。当研究厚度的地质剖面时，地质学家經常忽略了这些厚度小的岩层，同时忽略了在較晚的沉积岩内新种的出現，常解释为和該盆地相通的其他盆地內居住的另外一些动物迁移来的。但是甚至在有些情形下，盆地之間的联通真的存在，可能也不会引起动物的迁移，而仅仅是改变了居住在盆地內的动物的自然地理条件。

有兴趣的看出，在最初，珊瑚就有強烈的变化，它們的数目大約是时常增加的，居住在盆地的底部，在那里有不少的珊瑚，当

組成沉积岩时，几乎它們是成单一的岩层。在这些岩层中可以得到百块的珊瑚标本，亦有时可得到千块的标本，这样堆积的珊瑚通常是不多的，而这样的堆积和变化是与种有关，同时以說明連續变化阶段的各种特殊构造作为特征。如果某些珊瑚岩层只有几米厚（例如在莫斯科近郊盆地下石炭紀的 2 米厚的斯傑雪夫 Стешевский 层），那么，珊瑚的最初变化阶段和最后阶段，不会在同一岩层内遇見；最初和稍晚的变化阶段，在下部地层内发现。以后和最后的变化阶段在上部地层内发现。在珊瑚体緩慢的变化情形下，当比較上部和下部珊瑚岩层中的动物化石时，变化的方向是可以得到的，同时形态发生的規律很明显地表現出来。

和已了解的情形比較时，有些形态发生的过程进行得快，而有时进行得慢。如果形态发生很快地結束，而且珊瑚岩层的厚度不大（20—30 厘米），則变化过程中个别阶段的許多珊瑚体处在一起，而在地层内沒有分散。在这样的情形下，要觀察珊瑚体的变化方向，只有在它的上下岩层（亦即該层的上覆层和下伏层）的动物化石研究时才有可能。可以看出，具有強烈变化的动物在下部比較老的地层内遇見，而在較新的地层内，动物化石是最后变化阶段的。造成这样极端的形态是容易明白的，如此变化的过程亦就是反証形态发生的过程，同样也是形态发生規律的一部分。但是在很多情形下，在上下岩层内，珊瑚体很少遇到，甚至在詳細搜查时，完全沒有暴露出来。那时变化的方向是难建立的，而且有时不可能。

当形态发生过程比較緩慢时，很容易研究形态发生过程，有时，表示变化不同阶段的珊瑚体处在厚达几百米的岩层内。在这样的情形下个别变化的連續阶段，是沿着地层分散，能作为該层的标准化石。

因此，关于下石炭紀的珊瑚的形态发生过程是有不同速度的；有时快（在地質上理解）同时很快地結束，类型形成的过程能經過几十年，而有时是不太快地連續几百、几千年甚至几万年。

所有已叙述过的变化，是說明在那时形态发生的过程，在地質上說是垂直的方向。但是关于珊瑚体沿水平方向亦即沿地层方向

的形态发生的过程分布是怎样的？是否如有些地質学家和古生物学家所認為的，即同时代是在相似的动物而在不同区域动物所处的沉积相不同的基础上，那么一个属或一个种的形态发生过程，是否在全地球几乎是同时的？或者是否形态发生的过程在同一盆地内的各部分是同时的？是否在不同的时间而且在盆地的不同部分带有不同的速度进行的？

当莫斯科盆地的下石炭紀珊瑚的研究时，在以下可以知道。莫斯科近郊盆地是代表一种海盆地的沉积，盆地的自然地理条件，在盆地的不同部分是不同的。从莫斯科向南，在都拉区，米哈伊洛夫区，尔普霍夫区和其他区域（在莫斯科近郊盆地的南方）的下石炭紀盆地，是一个沉积很厚的石灰質沉积物的大海。

同时，盆地的另一部份分布在从莫斯科向西北，大約从博罗維奇山到奥涅加湖（莫斯科盆地的西北方向）。盆地的海岸綫是經常变动的，因此在这种区域的沉积物，一方面为具有各种不同的海相动物的石灰岩所表現出来，另一方面为无动物化石的近海相（陆海相）和三角洲相的砂質粘土質的沉积岩所表現出来。有时海水退却很大，在大陆上生成了沼泽地，而且冲去了已有的以前海相沉积物。

无疑的，珊瑚体居住的条件，在如此动盪的近海（陆緣）环境內。因此生活在盆地的各个不同区域的珊瑚体比起在大海內生活的珊瑚体是各种各样的，这些珊瑚体允許自身的变化，形态发生，甚至种的形成的意义可以是不同的。

在这篇論文內，我所叙述的仅仅是羣体珊瑚內的二个属，是在全部莫斯科近郊盆地的下石炭紀沉积岩內分布广泛的 *Lithostrotions* 和 *Lonsdaleia*。它們是极普通的化石，化石中某些种，可以比較詳細地决定沉积岩的年龄，能作为該层的标准化石。此二属大約具有同一的垂直和水平方向的分布。在莫斯科近郊盆地內，从下石炭紀初期到末期，它們都出現的。除去莫斯科近郊盆地以外，它們呈現在已經知道发育有下石炭紀沉积物內，如在苏联、西欧、亚洲、澳大利亚、美国。

在莫斯科近郊盆地內，此二屬的個體形成過程研究得很多，但是為了更好地說明它們，因此在下面從該二屬的形態開始敘述。

形 態 方 面

Lithostrotion 和 *Lonsdaleia* 是羣體珊瑚。它們的羣體是多枝狀(叢狀)和塊狀的，同時具有不同大小的直徑，從幾厘米到 0.5 米。組成多枝狀羣體珊瑚 *Lithostrotion* 的珊瑚個體是圓筒形的，直徑不大，隨種的不同而變化，直徑常為 3 毫米至 10 毫米。在每一羣體珊瑚範圍內的成年個體的直徑，大約是相同的。叢狀的 *Lonsdaleia* 的珊瑚個體在下部為狹小的圓錐狀，向上為比較小的圓筒狀，不同種的成年期的直徑變化，從 11 毫米至 23 毫米。此二屬塊狀羣體中的個體，在所有個體之間自身延伸聯結，因而在橫切面上成多角狀的形式(常為五邊形或六邊形)，莫斯科近郊盆地內的 *Lithostrotion* 的成年珊瑚個體的直徑大小，不超過 6 毫米，而種類不同的 *Lonsdaleia* 的直徑變化是從 10 毫米到 38 毫米(圖 1)。

無論是叢狀的或塊狀的羣體，在每一珊瑚個體的上部為萼部，在那裡安置過軟體的，珊瑚蟲是居住在萼內的，珊瑚蟲的外胚層分泌自身的底部和外骨骼(珊瑚個體)的結構，這種珊瑚個體的不同種有不同的結構。珊瑚個體是由直的和橫的骨骼組成部分而成的。外壁，隔膜或者隔壁和一部分的中柱是屬於垂直的骨骼組成部分。隔壁有二輪：第一輪隔壁是長的交替著珊瑚個體的，第二輪是短隔壁，關於 *Lithostrotion* 的中柱和 *Lonsdaleia* 的中軸內的中板和放射板，是垂直的軸狀形態。泡沫組織，床板和 *Lonsdaleia* 的中軸內的中軸床板，是屬於珊瑚個體的橫的組成部分。

隨著珊瑚蟲的發育程度，連續地生長了垂直的骨骼組成部分和周期性地向上緊縮，同時和橫的骨骼組成部分脫離，以後又重新向上延長。珊瑚個體的內部結構，隨著它們的發育程度，連續地變化，同時亦反映出珊瑚蟲的個體發育的變化。在連續的縱切面和橫切面上，可以研究形態發生。橫切面是暴露垂直骨骼組成部分和隔壁的主要形態。而縱切面是通過珊瑚個體的中軸的切面是揭露

珊瑚虫的水平骨骼組成部分。

Lithostrotion 的珊瑚个体的結構本質上不同于 *Lonsdaleia* 珊瑚个体的結構。*Lithostrotion* 的特点是：(1)有和外壁相連的第一

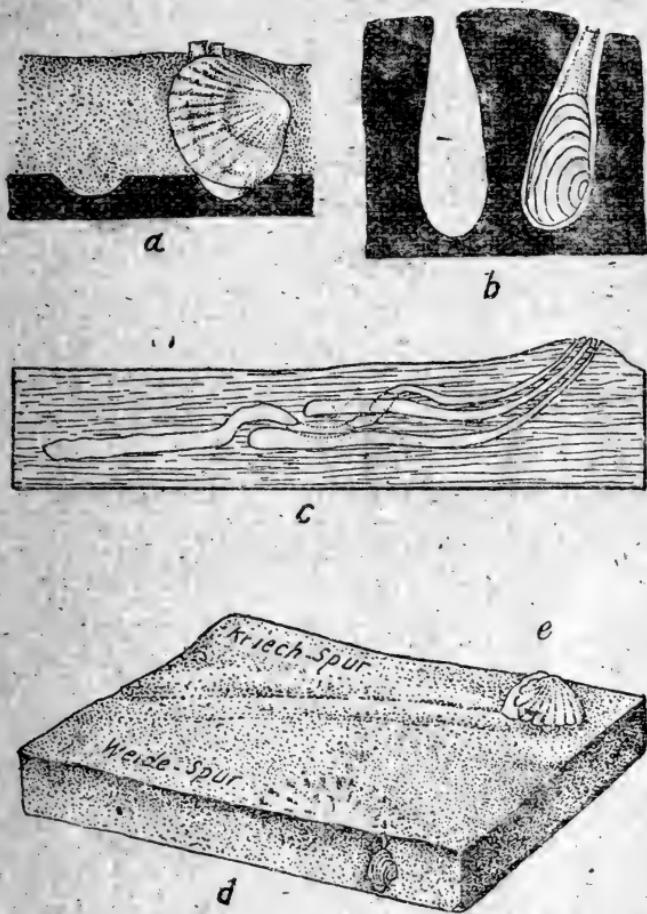


图1 a. 停迹 b. 造窝遺跡 c. 以食造窩遺跡 d. 游动覓食 e. 爬痕

輪的長隔壁；(2)穿过床板的簡單中柱。关于 *Lonsdaleia* 的特点是：(1)在四周的隔壁縮短，常不到达外壁；(2)由中板，放射板和床板組成的复杂构造的中軸。*Lithostrotion* 和 *Lonsdaleia* 的珊瑚个体的其余組成部分的不一致和已指出的不同是相适合的。关于 *Lithostrotion* 的床板是橫过个体的全部体腔，其界綫是从外側的泡沫組織开始，如果泡沫組織消失，则从外側开始。*Lonsdaleia* 的床

板是介于泡沫状組織和中軸之間的体腔，它在末端范围内中軸床板很发育。*Lithostrotion* 的泡沫組織由分布在隔壁之間的小泡沫組成，*Lonsdaleia* 的泡沫組織由大的泡沫組成它們經常中斷隔壁。

分類的基礎

位于珊瑚个体軸部的中軸是 *Lithostrotion* 最大特点，而中軸

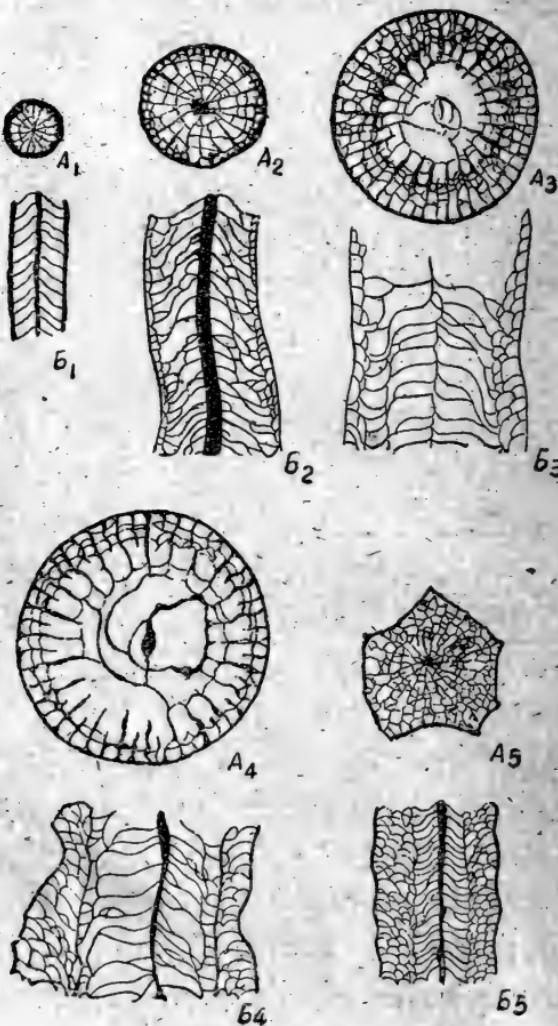


图2. *Lithostrotion* 的一部分种

A₁₋₅. 橫切面, 約 $\times 3$; B₁₋₅. 縱切面, 約 $\times 3$ 。

的圓錐体的中軸是 *Lonsdaleia* 的特点。从志留紀就存在的四射珊瑚的漫长的历史中,这些中軸形态在下石炭紀的初期出現,这就証明珊瑚体进入新的比較高的发展阶段。所有 *Lithostrotion* 的中軸和所有 *Lonsdaleia* 的中軸圓柱体的軸状形态的相似說明組羣体中的每一个珊瑚体的源地是近似的。按照这些特点說明珊瑚体在过去是統一在同一屬內的。

在每一屬的范围内,按照珊瑚体的相近源地,和按照珊瑚体本質上特殊的特点和相近的其他一些特点,最后分成很多种,这些种互相区别于本身之間的个别骨骼要素的大小、数目、形状等,在不同种的珊瑚个体的纵剖面和横剖面上能看到(图 2, 3)。

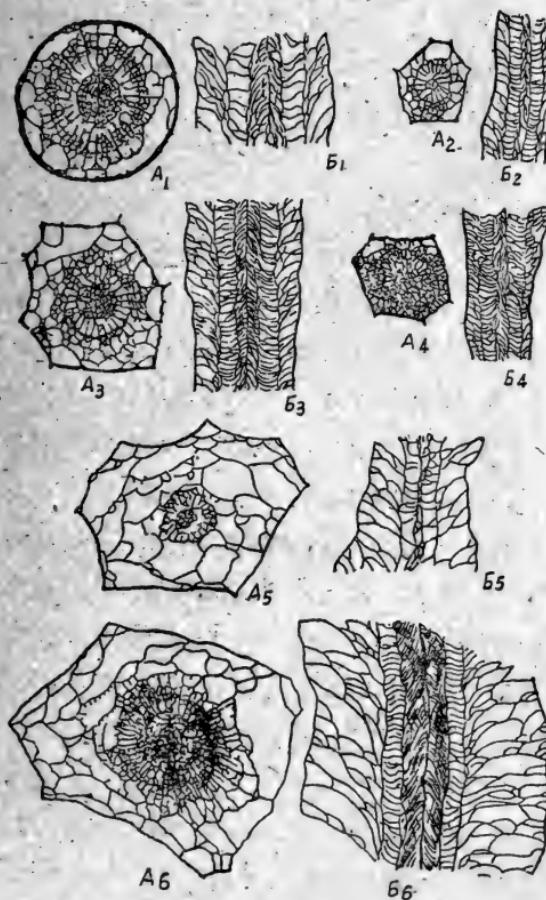


图3. *Lonsdaleia* 的一部分种 A₁₋₆. 橫切面, 約×1; B₁₋₆. 縱切面, 約×1。

形态发生

形态发生过程几乎在 *Lithostrotion* 属的所有种和 *Lonsdaleia* 的很多种能观察得到。在盆地的不同部分，形态发生的过程是不一致的，某些种的个体发育的过程特别明显，这些种提供出很多的标本，在某些情形下个体发育的过程只由个别群体的一些种所表现出来。

由属的和种的意义（特性）的个体发育来区别两个属—*Lithostrotion* 和 *Lonsdaleia*。珊瑚体的较大的变化是表现在属的特性的变化，此特性是属的所有种的公共（一般）特征，在南部的 *Lithostrotion* 是比较明显地表现属的特性的变化此属逐渐变为另外一属 *Diphyphyllum*（图4）。关于 *Lonsdaleia* 属的特性变化，仅仅于三个种上表现出来：一个种在下石炭纪盆地的南部；二个种在下石炭纪盆地的西北部。



图4 *Diphyphyllum* A. 橫切面，約×4; B. 縱切面，約×4。

大部分的生物学家表示有怀疑，属的特性能如此的改变，此特性亦是属所有种的公共特性是明显的，亦是重要的特性，可是种的很小特性是没有变或者变得很小。但是米丘林学說

的研究者能得到证明的。例如特米脱夫在报导豌豆和滨豆的种族上写道“按照一系列的特性，特别按照种子的形态，大小和重量，以及按照生长期的长短，这种杂草非常相似以至滨豆形态的被混乱……”所有已被列举特性，比起属的性质，在系统上是具有关的小的性质，豌豆的性质如同变成滨豆一样，但是比较重要的属性变了，豌豆变成了滨豆。

每一属，甚至属的个别种所表现的形态发生途径是不同的。以下我通过 *Lithostrotion* 和 *Lonsdaleia* 的属的特点变化的个体发育的叙述，随后再叙述在种的特性的变化时的形态发生。

关于 *Lithostrotion* 属的形态发生是中柱的减弱到完全消失

方向的途径。在此属的不同种中，这个过程的完成是具有不同的速度，而速度比较快的由细小的珊瑚个体组成的群体，同时具有比较简单结构 *L. junceum* (图5)。可是到下石炭纪的后期，可以看出，在盆地南部的所有 *Lithostrotion* 种消失了或者几乎消失了中柱。

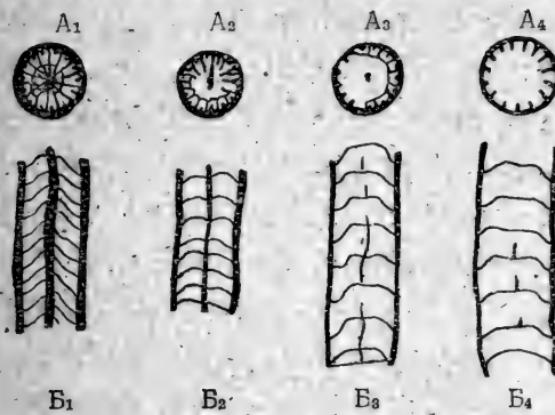


图 5 *Lithostrotion junceum* Fleming 珊瑚个体的連續变化

A₁₋₄. 横切面, 約 $\times 3.3$; B₁₋₄ 縱切面, 約 $\times 3.3$;
A₁B₁ 具有粗中柱标准的珊瑚个体; A₂B₂ 具有細中柱变化的个体; A₃B₃ 具有断續中柱变化的个体; A₄B₄ 没有中柱的变化的珊瑚个体。

每一种在形态发生过程的开始，不是在所有的群体中都发生变化的而仅是在某些部分。同时在一个珊瑚群体范围内的仅仅是某些珊瑚个体。很明显地，不仅仅是不同的种或个别的珊瑚群体，甚至一个群体珊瑚的个别珊瑚个体具有属性保留程度是不同的，在对外界条件的变化的反应上亦具有不同的程度。在地层中较快变化的种，有些群体珊瑚内包含着仅仅变化的珊瑚个体，但是亦包含着一些无论是否变化的或者没有变化的珊瑚个体，随着时间（在较晚的沉积岩内），珊瑚个体的数目是减少了。

形态发生的速度，明显地表现在珊瑚群体内的个体的性质。如果个体发育缓慢地进行，则群体珊瑚包含的个体仅有二种类型：1. 属的结构类型是老的典型的。2. 个体很少变化。假如个体发育进行得很快，则群体珊瑚内包含了它自己一系列地一贯变化的某些类型的珊瑚个体，有时到结束阶段个体的中柱消失了。在这些

羣體內是同時具有早期沒有變化的個體和具有粗的中柱(圖 5 A₁ B₁), 細的中柱(圖 5 A₂ B₂), 斷續的中柱(圖 5 A₃ B₃)和完全沒有中柱的(圖 5 A₄ B₄), 變化了的珊瑚個體。骨骼的其他組成部分的變化引起了中柱的變弱或消失, 這些與隔板和床板的收縮是有關。亦即隔板是逐漸收縮而床板向兩側平伸。

在南部的 *Lithostrotion* 連續地變化, 表現在外界環境的任何因素的連續影響, 到下石炭紀這些影響的逐漸增加達到最大限度, 那時 *Lithostrotion* 的所有種消失了或者幾乎消失了中柱。

在西北部的每一層石灰岩內, 從老的灰岩本身開始, *Lithostrotion* 羣體珊瑚是由無論變化的或者不變化的珊瑚個體組成的, 但是變化的最後階段的珊瑚個體(沒有中柱)很少遇見。因此特殊的(典型的) *Lithostrotion* 在這裡比起南部來富得多。

Lonsdaleia 屬的相似形態發生帶有屬的意義和特性的變化是很少觀察到的。*Lonsdaleia* 的變化同樣經過了珊瑚個體的中軸形態即中軸圓柱體的減弱方向, 亦即珊瑚個體的中板是殘留了下來, 或者中板消失, 而且垂直骨骼要素亦沒有, 但在個體的中央一些水平狀的床板遺留了下來。帶有這樣變化的 *Lonsdaleia* 的所有種是具有極簡單構造的中軸圓柱體。從許多變化的種中其中之一的變化個體, 包含著片狀的中柱這和 *Lithostrotion* 屬的某些



圖 6 塊狀的 *Lonsdaleia*, 約 $\times 1$

a. 未變化的珊瑚個體;
b. *Thysanophyllum* 類型的已變化的珊瑚個體。

個體很相象, 還有另外一些種幾乎或者完全消失中柱而與 *Thysanophyllum* 屬很相似(圖 6)。在莫斯科近郊盆地下石炭紀沉積物中 *Lithostrotionella* 和 *Thysanophyllum* 沒有發生。在這裡 *Lithostrotionella* 是相當晚的占優勢, 到中石炭紀的 Мячковском 層有很多的 *Lithostrotionella*。在英國的下石炭紀的南部烏拉爾的二迭紀都有 *Thysanophyllum*。

除去已經被敘述的形態發生的類型以外, *Lonsdaleia* 的另一種的個體的特徵是複雜構造的中軸圓柱, 它的個體發育的途徑極

特殊，这在另外一些形态中能观察得到。这个种是相当广泛的分布在南部的斯傑雪夫(Стешевском)层，而且在那里羣体很多。它的个体的繁殖有二种类型的出芽。有一种类型的芽孢如同 *Lonsdaleia* 所有其他的种一样在萼内的泡沫组织部分内产生(图 7)。另一类型的芽孢在萼外的二相邻珊瑚个体的外壁之间出现(图 8)。在萼内发育的珊瑚个体如同母体一样的，或者是比較原始的，由 *Thysanophyllid* 结构代替了仅有細的片状中柱的中軸。

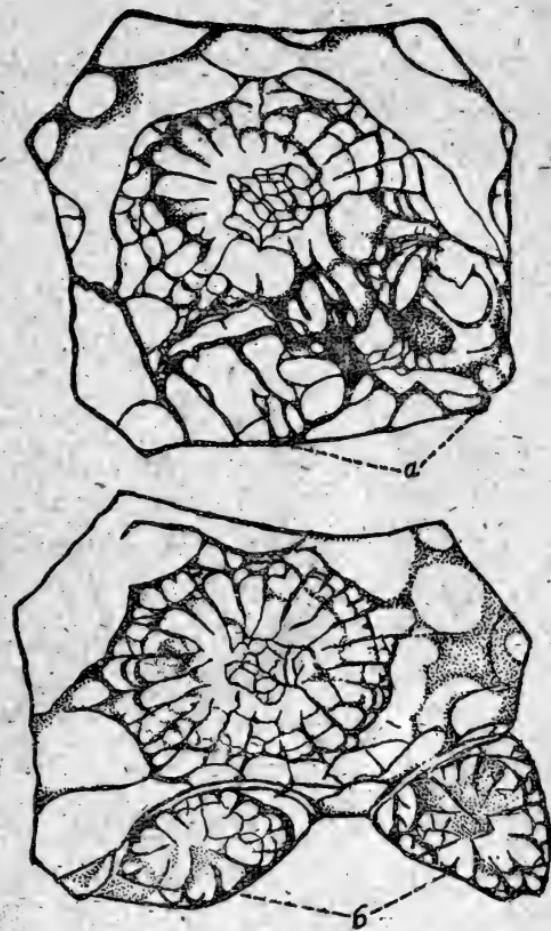


图 7 块状的 *Lonsdaleia* 约 $\times 7$
a. 萼内芽孢； b. 在个体之間发育的芽孢。

萼外的生芽显示出特別的重要，这种芽孢是在具有小凹泡沫的种內出現。从这些芽孢内发育着不同结构的珊瑚个体有 1. 正常的，具有該种的結構； 2. 包含着代替中軸圆柱体的細片中柱的 *Thysanophyllum*； 3. 完全 是另一种結構的小的珊瑚个体，它既不类似 *Lonsdaleia* 也不相似 *Thysanophyllum* (图 8)。这些小个体沒有泡沫組織，而隔壁直接連到外壁，有时在中心有小的中柱。有些个体是不长的，这不长指出珊瑚个体的生存是短时的。另外在整个羣体上考察很明显的是长时间的生存。

有些生物学家假定，萼外的小泡不是芽，而是从幼虫发育的珊瑚个体的初期，这些幼虫散布在 *Lonsdaleia* 羣体的个体之間。这些幼虫可以属于这一层，亦可属于另一层。但是这种假定是没有基础的，因为羣体珊瑚 *Thy-anophyllum* 属在莫斯科近郊盆地沒有发生。由这些小的沒有泡沫組織的个体所組成的羣体还完全不清楚。



图8 块状 *Lonsdaleia* 約 $\times 2$

a. 萼外芽孢； b. 于个体之間发育着的小芽孢。

无论是否是 *Lithostrotion* 或者是 *Lonsdaleia* 的形态发生經過，是从简单构造开始到珊瑚个体的中軸形态变弱为止，这种类型的形态发生于单体珊瑚 *Dibunophyllum* 亦能观察到，这些珊瑚体可以在同一层，在下石炭紀地层內可以看到，是具有复杂构造的中柱圓柱体。这属的珊瑚体如果消失了中軸圓柱体則变成 *Caninia* 属。*Caninia* 属的代表者在中心部分不包含垂直骨骼单位要素的。显然在南部区域下石炭紀盆地的条件是不利于带有凸出在萼內的中軸形态的 *Dibunophyllum* 属的珊瑚体。

相反的，形成中軸圓柱体的复杂中柱的形态发生过程，在莫斯科近郊盆地的比較新的地层中，亦即在中石炭紀內的羣体珊瑚中

亦可以觀察到。其中大部分是 *Lithostrotion* 屬的羣体，它在个体的中部有简单的中柱，这些羣体有二种类型的个体組成：一为带有 *Lithostrotionella* 屬的特殊构造的个体，另为具有 *Lonsdaleia* 屬的构造的个体。

这样地，无论 *Lithostrotion* 和 *Lonsdaleia* 或者是 *Lithostrotionella* 在羣体内的个体是带有該屬的正常构造，而且亦带有另一属的特殊构造个体出現。

从已知的情形于莫斯科近郊盆地，有如此的变化的种大約是 *Lithostrotion* 很多种和 *Lonsdaleia* 屬的少数种。

所有已被描述的变化和属的意义的形态发生經歷是有联系的。至于 *Lithostrotion* 和 *Lonsdaleia* 种的意义及形态发生是不一致的。在莫斯科近郊盆地的 *Lithostrotion* 屬缺乏这些种，已經知道的九个种除去一种以外它們都是很广的分布。在西北部的种特別少，在那里仅仅产生三个比較分布广的种。显然 *Lithostrotion* 种的发育在其他区域的任何地方都进行过。

相反地 *Lonsdaleia* 屬在莫斯科近郊盆地出現了很多的种，特別在西北部（有22个种），而且大部分种的分布仅限于此范围。大概，特別強烈（变化）的种的形成是在这里完成的。这就是随后要研究的。但是种的形成仍然是几乎沒有研究或者仅在一部性质上的理解。在某些不同种的羣体中可以有另外种的个体出現，有时可有二个或三个种的个体出現。这样混合的羣体是經常和二个分布較广的种有关，同时这混合羣体是处在 *Lonsdaleia* 羣体的特別多的地层內。在同一羣体内发育着不同种的个体，迫使去推想这些种的发生如同无柱的 *Diphyphyllum* 从 *Lithostrotion* 发育一样，亦即在羣体内新种的个别个体較早的出現，以后新种的个体的数量逐渐增加，同时驅逐了带有老的构造的个体而形成了新种的羣体。

因此，在同一盆地的彼此距离比較不大的不同部分，珊瑚的形态发生的經歷是不同的。在盆地的南部所有的 *Lithostrotion* 本身的属的性质变化了。此性质亦是所有种的公共性质，而在下石炭紀的末期 *Lithostrotion* 变为另一属。在盆地的西北部 *Lithostrotion*

tion 是同一方向变化的，但是有些种保持了属的特殊形态，而在盆地的南部 *Lithostrotion* 有时是不存在的。*Lonsdaleia* 属的珊瑚体是改变了种的小特性的主要形态，而且 *Lonsdaleia* 几乎仅在盆地的西北部。但是形态发生的規律一般說，到处都是一样的；新的结构在老的构造内部产生的，形成了較早的混合羣体，并且逐渐地驅逐老的构造，建立新的构造的羣体，此新的构造作为新属、种或者仅仅几个种的特点。

Lithostrotion 屬的形态发生在外国的古生物学家的概念

Lithostrotion 在減弱中柱方向的变化，早在 1900—1925 年之内被英国的古生物学家一系列的記載过。最近 Smith 和 Lang (1930)曾描述了 Fleming 所采集的石炭紀珊瑚，詳細地研究了 *Lithostrotion* 屬和 *Diphyphyllum* 屬的相互关系。同时查明了它们相近的亲緣关系，又建立了在羣体内二属的个体的存在关系，*Lithostrotion* 和 *Diphyphyllum* 是符合了形态发生的規律，即 *Diphyphyllum* 不是独立的属而仅仅是作为 *Lithostrotion* 屬的形态构造的特点，按照以前 *Diphyphyllum* 过去的命名，这种构造形态被称为同源异形。根据他們的研究同源异形的羣体在 *Lithostrotion* 的全部发展过程能遇到，但是最初出現的真正幼年期的柱状 *Lithostrotion* 不多。按他們的意見，这些早期的变种大概是表示 *Lithostrotion* 本身的原始（最初）阶段，而以后回复到属的发育方向。Smith 和 Lang 扩大了 *Lithostrotion* 的范围，把 *Diphyphyllum* 屬的所有代表者包括在 *Lithostrotion* 屬内。Hall (1934) 在澳大利亚做关于下石炭紀珊瑚的工作时，同样指出 *Lithostrotion* 的易变性，这种变化使属的界綫模糊。她假設：此属所有的各部分組織具有“潛在的能力”在这种力的影响之下 *Lithostrotion* 屬随一定的方向发育。她指出这属的某些变化方向，在变化方向之内，她認為在开始阶段此属有同源异形的。对于变化的方向，她提出二点注意点：

1. 很多的情形还未确定即中柱形态的珊瑚是否不产生无柱形态的个体；相反地
2. 无柱个体在属的每一种内都能发生。

所有已被列举的研究者沒有涉及 *Lithostrotion* 的变化为同源异形的結果，是在怎样的条件下而且沒有指出这些变化原因的假設。

在美国的近代古生物学家发现属的消灭是在如此结构的个体出現在另一屬的羣体内 (Mak-Rapeh, 1949)。在美国发现了块状羣体珊瑚 *Lithostrotion* 的碎片，这种 *Lithostrotion* 除去特殊的个体以外还包括带有 *Lithostrotionella* 和 *Thysanophyllum* 二屬結構的个体。根据美国古生物学家的标本，废除了此二屬，認為是 *Lithostrotion* 屬的一般形态 (Деноморфами)。随后按照这些見解，我同样假設如去除 *Lonsdaleia*，因为具有 *Lonsdaleia* 屬的构造的个体，在带有 *Lithostrotionella* 和 *Thysanophyllum* 个体的羣体内遇見，这样，按照研究的程度，所有石炭紀的羣体珊瑚，都可以归入同一屬，而因此亦可以只有同一种，因为种的产生，可以說如同属的发生一样的。如以羣体珊瑚的分类是符合系統分类的要求，但完全沒有符合事实的实际情况。除去这些以外，必須如何定名所有这些常定居在一定层位和区域的各种不同的形态，而以后把它们列入某一种内。

在米丘林学說照耀下关于 *Lithostrotion* 和 *Lonsdaleia* 的形态发生

珊瑚体的詳細研究使研究者在个别形态的系統关系会处于极困难的情况下。如果生物学上的米丘林学說沒有闡明和栽培植物很近的形态发生的方式，那么研究形态的系統关系就无法进行。栽培植物的形态发生就是別种的小种子，甚至稗的种子，出現在一个小种的穗内。因此在有些年份的山前地区条件的稗子驅逐了春小麦，完全如同出現在莫斯科近郊盆地南部的 *Lithostrotion* 那样的，沒有中柱的珊瑚个体随着时间驅逐了所有具有中柱的珊瑚个体。事实上，現代培养的植物和居住在石炭紀时期的海生动物——珊瑚，相差很远。但是显然，关于它们的个体发育是很相近的。它们的主要区别，大概是发育过程的速度，培养植物的形态发

生經過若干年即能完成，而關於石炭紀的珊瑚，在好的情形下，它連續几十，常常几千，甚至能是几万年。这样的不同，可由二种情況說明，一方面野生植物的形态发生速度比培养的植物慢，另一方面石炭紀珊瑚不同种的形态发生的速度，有时过程很快，亦即变化的个别阶段在地层上沒有分布。

在每一學說中，当对于羣体珊瑚的形态发生描述时，指示形成过程的原因沒有說明。事实上外界条件是原因。莫斯科近郊盆地的南部和西北部珊瑚体的变化特点不同，和相应于盆地各部分的自然地理条件的不同是有联系的。珊瑚体是任何条件的指示物，同时能說明它們发生的时间，和說明在盆地不同部分，个体变化的強度。能够說，指示变化的原因不是在一个時間內发生的，或者是在盆地的不同部分，原因的出現是有不同的強度，而不同部分彼此之間的距离亦不大，自然地理条件是不同。这里有一問題，外界环境在何种情况下能使珊瑚体进行形态发生，当然从事此工作不是仅仅在古生物学者，而且可以說今后在解决这問題还有古生态学家。共同的努力能够使这些原因具体地确定，这样，不仅說明珊瑚体的进化原因，而且在对于过去盆地情形的确定有比較正确的范围，給予了地質学家和古地理学者的帮助。

关于近代有机体的形态发生的研究，通常牽涉到三个基本問題：首先是形态发生的經過过程，其次是指示过程的原因和解釋，第三，有机体变化的方向。

在所有較好的古生物材料中，形态发生过程的研究，許可闡明第一个問題，亦即建立过程进行的途径。产生在地質年代长久的自然条件下形态发生詳細研究結果，能給研究現代材料的生物学家有很多的补充知識，这些知識启发研究目的物的形态发生过程的理解。除此以外，过去动物的形态发生能明显的具有詳細的說明形态发生的某一独立阶段，关于培养的植物，从它們的暂时性来看形态发生是不清楚的。

研究第二問題是說明形态发生过程的条件的解釋是很困难的，應該由古生物学家和古生态学家一起进行工作。这样的問題

解决(在知道的程度內),只仅是近似的或推測的解决,因为古生物的材料沒有能够給實驗所得的可能性。

第三个問題是形态发生的方向在古生物方面的范围内是不包括的。

結論

关于羣体珊瑚 *Lithostrotion* 和 *Lonsdaleia* 二属的形态发生过程的某些特点在这論文內敘述的主要有下面几点:

1. 在莫斯科近郊盆地范围內的 *Lithostrotion* 的形态发生的方向是借属的特性变化的途径。在这里,过去海盆地的不同部分相互之間在自然地理条件是不同的,因此个体发育亦不是在同一時間内进行的。
2. 关于 *Lonsdaleia* 的形态发生是由不同的方向进行的,有借种的特性的变化,少数的是借属的特性的变化,而且主要是在盆地的西北部进行的。
3. 无论 *Lithostrotion* 或 *Lonsdaleia*,当属的特性变化时(亦即对于所有种的公共属性),产生新属和新种,而当种的特性变化时,产生新种。
4. 形态发生途径的完成是借带有新的构造的个体在羣体内的出現随着时间新的結構个体增加,同时驅逐带有老的构造的珊瑚个体。
5. 个体在羣体内的出現常仅为一个种,有时二个种,很少三个种。

在以下須再一次的提示說明,即米丘林学說,能說明形态发生的过程,不仅是在現在,而且在过去亦能解說。以往知道的古生物材料,以过去存在敘述的观点来看是不能得到解释,这种敘述是模糊了有机界发展的情况要得到理解是要用米丘林的学說。目前來說明米丘林学說的全部結論用于古生物是困难的,因为,实际材料用新观点的研究仅仅开始。但是現在,已經很明显,米丘林学說的貢獻,对于和古生物实际有关的地层是具有很大的意义,同时

切实地审查同时代岩层对比的原则。米丘林学說和小的地层单位的关系特別重要，这些小的地层单位常常是在綜合的种和种的最后变化阶段的基础上划分的。許多种的相同的变化如同这些种的綜合一样是盆地相同条件的指示物，而且沒有时间性，但在盆地的不同部分許多种的相同变化是在不同时代发生的。尤其是相同的变化可以在不同时代的盆地相互之間发生。

上古生代碎屑岩系的古生态学研究的經驗

C. B. 瑪柯西莫娃 和 A. I. 奧茜波娃

……有意思的是，菊石和紡錘虫的动物羣，經常是演化迅速的类羣，然而在全部巨厚的沉积地层內却无甚变化，这可以認為沉积的速度是很大的，同时也被岩石矿物的組織特性証明（长石的新鮮和級差的分选性等等）。

……7. 从化石羣在岩石剖面图上的位置很好地說明了一定的化石类型是和一定的岩性休戚相关的；菊石、鸚鵡螺和瓣鳃动物到处都与泥質岩石相关，而紡錘虫、苔蘚虫、海百合、腕足动物和珊瑚則和有机碎屑的夹层有关。海綿仅出現在泥灰岩层內。

……8. 上述的岩系，与海岸最近的組成了第二組碎屑地层的上部（复理式建造）。分布在研究区东部的与此同时生成的近岸粗屑質沉积，現在已遭侵蝕。复理式岩系向下逐漸轉化为机械成份較細的韻律不显的带有复理式性质的岩系。这个岩系順序地为海綿泥灰岩所代替。这种現象使我們有可能把古盆地部分的沉积岩带进行划分——靠岸是近的复理式带，然后是具有复理式現象的带，最后是海綿泥灰岩带。

我們可以根据斯特拉霍夫（Страхов）和奧茜波娃（Осибова）（1935年）的材料来繼續划分这个沉积带，他們指出了，海綿泥灰岩是富含各种化石羣的烏菲姆（Уфим）高原的純有机灰岩带所代替。上部 Schwagerina 层的沉积完全未列置在引用的沉积带內，研究这套沉积可以看到卡拉山（Кара-тау）的上升及其由于頻繁的大地构造运动所置杂化盆地內的这一部分地形，強烈地改变了沉积类型和它們的分布。在較弱的程度上卡拉山的上升亦表現在其他的时间內，因此要繪制出尤留贊-阿依斯基凹地和西姆（Симский）向斜区域內沉积带的划图是极困难的。

10. 复理式带按其意义的重要性分别划分下列六个岩相：(1) 泥质的淤泥相；(2) 泥质粉砂岩相；(3) 砂质粉砂岩相，这里常埋藏有菊石和鹦鹉螺；(4) 泥质-碳酸盐质淤泥相；(5) 石灰质的砂及砾石相，含有纺锤虫、海百合、苔藓虫、腕足类及珊瑚的埋藏群；(6) 薄层的泥质淤泥相，含菊石、鹦鹉螺和瓣鳃动物的化石群。

11. 带有复理石性质的沉积带是以较细小的机械沉积成份为其特征，其中缺乏较粗的砂质粉砂岩相，薄层泥质淤泥相的沉积分布面积却相当广。

12. 二个带中都仅是在薄层泥质淤泥相中富含化石。其所以层薄可能是沉积速度极缓慢之故。

13. 海绵泥灰岩带是单独的岩相，其出现在碎屑岩的剖面内是与携带碎屑物质的洪流减弱的时期有关，它们曾经二次出现在石灰岩和第二个碎屑沉积之间以及第二套碎屑沉积之上。

……前经指出，从上石炭纪开始盆地的东部就和西部（乌菲姆高原）有着另一特性。在西部保存了和上石炭纪以前类似的沉积条件。在西部继续沉积了石灰岩并生存过丰富多样的生物群，也就是曾经存在过具有正常盐份和气体开阔的海洋，东部占据了比较不宽的地带并和年轻的乌拉山脉相接触。斯特拉霍夫（Страхов）和奥茜波娃（Осибова）（1935）认为这个地带是洼地，从山脉上带来了大量的物质堆集在其中。他们并且指出这个洼地的地形是极其复杂的，其中存在过海底的山脉有时产生岛屿，有时产生巨大的暗礁（Кара-тай）。东部地带的沉积主要是泥质和砂质的淤泥沉积多少具有碳酸盐质，生物群极其平凡。

如果我们要在现代的条件下找寻类似的盆地，在这个盆地里有着极其特殊的沉积和生物，那么可以举出黑海做例子。在黑海的北部具有陆台的性质而其他部分具有地槽性质。

极其有趣的材料有关于黑海不同地段的沉积岩形成过程，A. D. 阿尔汉格尔斯基（Архангельский）和 H. M. 斯特拉霍夫（Страхов）（1938）曾经进行过的。这两位学者分析了黑海盆地内的沉积类型的分布，确定了厚层泥质沉积基本上发育于靠近高峻，强烈

侵蝕的克里木，高加索和小亞細亞靠近山脉的岸，也就是在盆地的地槽地带。厚度不大的貝壳堆集是同西北部的低岸相联系也就是分布于盆地的陆台区。組成壳堆集的主要原因并不是底棲生物丰富的产量而是碎屑物质携带的不足。类似的图画我們在烏拉尔上部古生代研究区域看到。在盆地东部的河流从年轻的烏拉尔山脉流出，携带着大量的碎屑沉积，因此碎屑物质的沉积厚度比同年代的烏菲姆高原的石灰岩沉积要超过三倍以上(图 1)。

在盆地东部沉积岩可能以极大的速度沉积下来，因为在数百米的厚度内化石羣变化很小，特别是象已經知道的紡錘虫这样迅速演化的类型。

……除去沉积物极大的速度对盆地东部生活的生物羣变化有影响以外，毫无疑问淡化也曾經起过影响。

……研究 Ёрезанский 剖面的菊石动物 C. B. 瑪柯西莫娃 (Максимова) 得出結論是在这里对于菊石的生存条件曾經是不利的。比較分析下二迭紀盆地的生物羣証明了它們同現代的淡水內海生物羣极其相似。淡化內海和大洋的沟通是不暢的。

上面我們曾經描述了研究区域上部古生代山間凹陷区的复杂构造，这里曾經存在过岛屿和海底山脉，这些岛屿和山脉曾經阻止了碎屑物质向西方搬运。毫无疑问这种地形是該盆地的地段同广阔的海洋显著的相隔絕，在这里淡水化作用的河流也應該是相当

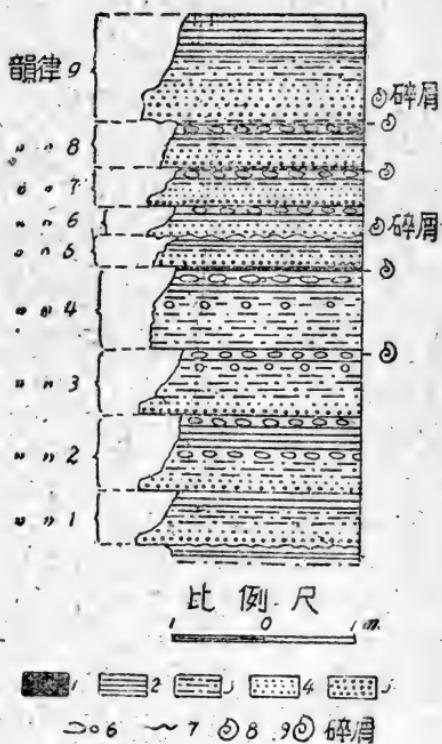


图1 碎屑沉积变化

強烈。这种巨大的淡水携带物形成为巨大厚度的碎屑物质堆积。

因此沉积物堆积的最大速度和淡化就决定了盆地东部生物十分貧乏。在比較任何其他盆地的岩相物质的堆积作用进行較慢就形成了薄层的淤泥堆积，并包含着生活在其中的化石菊石和鸚鵡螺，也就是在这种岩相內我們找到了个别的底棲化石羣的代表腕足动物 *Chonetes* 和 *Derbyia* 与斧足动物 *Licbea*, *Cyrtodontarca*。所以当沉积物质有害而迅速地沉积时，底棲生物棲居在泥質淤泥相內，这表明无论是海底或是气体条件都是极其有害，經常在类似的岩相中是会有不同程度困难的。菊石生活在細淤泥的岩相內可能的解释是它們在这里找到了丰富的食物，已經知道在淤泥內总有着丰富的动植物碎屑；淤泥位于含胶体或者其他杂质的水內并位于底层沉积的上部。在淤泥內保存有細致的层理表明了在这里缺乏掘土类型的生物。

在无层理的泥質淤泥內局部曾經居住过某种掘土的生物，根据它們活动的痕跡我們可以認為是存在过蠕虫。在漂游的动物內其骨骼构造属于放射虫类。

在島屿上升和盆地的西部区域碎屑物质并未到达那里，因此在那里緩慢地沉积了碳酸質的淤泥并曾生存过极其丰富的底棲动物，紡錘虫、海百合、腕足动物、苔蘚虫、珊瑚。

很可能在距离海岸遙远的地帶沉积的速度曾經減慢形成为泥質碳酸質淤泥沉积，同时这里也生存过底棲生物——海綿。

气体条件 底棲动物羣的生活羣社(腕足动物、斧足动物和海綿)发现于极靜的水內和相对的坏气体带內，可以由盆地东部的正常气体系統的靠近底部的水來證明。經常在岩石內遇到黃鐵矿是这里的造岩沉积作用。

水的流动 泥質沉积物的大量出現說明絕大部分底流的水曾經是极其微弱的。沉积物质完全保存下細微的层理构造。

在这种寂靜的地帶有时底流流过，有时底流带来了較粗粒的砂質或細砂質，近岸物质或常常冲刷了細淤泥沉积物，另一些底流

带来了碳酸質岩石的碎屑以及由浅水岛屿地帶带来化石。

在砂質——細砂岩沉积內我們常常發現波痕。

在稀少的时期可以見到极其活动的水流形成了复杂的透鏡状的沉积物質。在斯帖尔利塔瑪克 (Стерлитамакское) 和布利也夫 (Буриевоское) 时期內冰川的地震，繼續不断的海水激动都破坏了刚刚沉积的沉积物并形成了由当地岩石碎屑所造成的同生角砾岩，褶曲滑坡。

盆地的深度 在盆地的西坡水深变化在几十米之内，盆地最浅的深度是在有机-碎屑石灰岩沉积的时期，在大深度內海浪已經不起干扰作用，在这里生活了羣体珊瑚并沉积了細粒石灰質淤泥。

盆地东部的深度变化尙停留在未知阶段，在复理石沉积物內波痕的发现可以設想当着沉积时期未必能超过 100 米。具复理石性质的沉积带和深水的碳酸淤泥带分布于稍深的底区。

……被描述岩系的基本特点是：(1) 巨大的厚度(超过800米)；(2) 在它的沉积成份中几乎沒有石灰岩；(3) 极其平凡的生物羣特別是底棲的；(4) 单調的生物羣有着不多的种全部仅属于两个綱；(5) 动物羣受排斥的特性。

化石的一般数量也是极其明显的，在烏尔土岡 Ултуган-Сай 峽谷內在一个不大的透鏡体内发现 520 个菊石，在日里 Жиль-тай 山它們被发现有数千个体，然而在被描述的剖面內在最丰富的岩层內，在一星期內的大力暢寻下总共不过 400 个，这些数目就說明了对于菊石生活条件是不利的。

上述生物羣数量的貧乏是当着生存条件在某些方面同正常的有了相当大的差別时才会产生；当外部环境某些因素数量变化极大或者极小时大多数的生物就不能够再繼續下去。

……換句話說，我們的結論是在盆地中第一和第二个碎屑岩系沉积物沉积时，曾經在某种程度上与广阔的海洋隔离并在某种程度上与主要盆地的沟通曾經受到阻碍，因此在其中特殊的环境占据統治地位并清楚地与正常海洋有所区别。

在沉积上述剖面的盆地地段是属于同薩克馬爾期烏拉尔附近的盆地沟通不同的孤立地段，在何种程度上能表現本区域的一般特点？

……如果二迭紀岩石“海湾”局部的构造曾存在于薩克馬爾期表现为陆升运动（不論是水面上和水面下的）那么它們的結構将在被研究的古盆地的地段內成为相当孤立的状况。

从現代一系列的証明說明这种陆升运动实际上已經从下二迭紀曾經表現出来。

……海湾环境同正常海洋的条件究竟有那些区别呢？很可能这是由巨大的河流注入并控制的淡水盆地。关于河水注入的这一事实，不論是由陆地上河流中携带的沉积物质所沉积于海底的成份上看或者是从陆地植物的化石和植物碎片存在各种类型的岩石中看都足以說明。帶到海湾內的碎屑物质数量曾經是相当巨大的（在短期间內就沉积了近 500 米內的沉积物），很清楚地說明了淡水的注入是相当巨大的。因此在半閉塞的海湾內无可避免的應該引起盐份的降低。

……很容易的可以指出这是淡化的原因，虽然淡化可以解釋珊瑚和腕足动物的缺失，但是对于斧足动物和腹足动物淡化的因素并不能起决定的作用。因为它們其中的某些代表可以很好地过渡到非正常的盐份內。

……細淤泥海底使很多生物不能生存，但并不是所有的都不能生存。然而被我們討論的沉积物，在其中所缺乏的不是某些动物的綱而是以所有底棲动物为特征的，不論是那一綱或者那一目或者是适应于不同海底特性的动物。因而，在这里发生作用的是某种綜合性的原因，对于各种极其不同的生物羣都同样是致命伤。

如果我們轉入現代水区可以看到有特殊的非常貧乏的生物地带，这些地带分布在迅速沉积的沉积物上。

在阿拉伯海区带入到水里的碎屑物质強烈地在进行着也和上述盆地的地段相似几乎沒有生物，在这些盆地內底流的水被硫化氢所感染。Г. В. 尼科里斯基(Никольский 1940) 写过：很自然，

在生物居住的海底各区域远非平均一致的……根据这些材料清楚地看出沉积物质迅速地沉积是对各种底棲动物并且是所有的底棲动物是极其不利的。不管它对于任何一种具体条件的适用(盐分, 温度, 海底等等)因为大量的沉积致命地影响着底栖动物微弱的活动性, 也就是所有底栖动物所具有的共同特性, 因之沉积速度就成了阻碍生活在迅速沉积的碎屑岩系內的底栖生物发育的普遍原因。

实际上, 烏菲姆高原——苔蘚虫动物礁的灰岩、生物礁的灰岩、珊瑚的灰岩都表明在岩石內起作决定作用的是生物化石。石灰岩类型的彼此区别或者是以化石成份或者是化石堆藏的特性, 换句话說化石是如此丰富, 几乎由生物化石組成了整个 860 米的石灰岩。在 Симски 向斜內由生物組成的岩石起了极小的作用, 这些生物組成的岩石是泥質有机碎屑石灰岩微薄的夹层, 其余的都是碎屑沉积, 在其中化石也沒有任何意义。在前面我們已經知道化石的貧乏性在这里不仅是相对的同烏菲姆高原来比較。并且也是絕對的貧乏, 在第一次碎屑沉积岩系內, 在 115 米的岩石露头中仅仅在 13—15 米夹层內含有化石。在第二次碎屑沉积岩系內更少, 在 260 米的厚度內只有 7 米含有化石。在其他亚丁斯克系其中比例也大概如此。在某些岩层內化石發現得稍多些, 在另外一些比較少, 但不具化石的岩石总是占主要地位, 这种不含化石性的岩层特別明显地分布在烏菲姆高原的自然地形上, 这种地形刻划出我們剖面的巨大厚度要比同年代的石灰岩超过三倍以上就表明在碎屑岩系沉积在本区内的发育有着巨大的速度。如果将烏菲姆高原的石灰岩在很大的程度上由生物化石所組成計算在內的話, 那么二者沉积速度上的差別将会更大。

总起来看烏菲姆高原的剖面同西姆 (Симский) 向斜的剖面, 我們總結为在前者以緩慢的沉积为特点, 碎屑物质的沉积完全沒有或者不起主要作用并含有极其丰富的化石。而后者却以大量的沉积物质迅速地沉积为特征, 化石极其貧乏特別是底棲的。自然得出結論来是在砂質泥質 Симски 向斜沉积內沒有底棲生物的主

要原因是沉积物迅速沉积的影响，这些沉积物质窒息了活动性較小的底棲动物。

实际上被我們所描述的剖面各个岩系的岩石性質是极其不同的：在这里出現有砂質岩系(P_1S_5)和泥質岩系(P_1S_1)，也出現有在碎屑物質內具有大量的碳酸質胶結物，几乎完全沒有碳酸質胶結物的但是所有含着底棲化石的岩层仅限于极其稀少的石灰岩夹层。水流的速度，海底的地形，水混浊的程度，靠岸的远近諸因素都将不同程度的使各种岩系复杂化，但是在这些条件之中唯一的共同特点就是沉积岩組成的速度在所有的場合下都是主要的。

这个特性是同靠近本区域的，年輕上升的，并且強烈被侵蝕着的山脉有关。这个特性应当是各种不同年代的和地理位置上的形成在相似条件下的沉积物质。并且我們應該在各处找到底棲动物貧乏或缺失的共同原因，实际上这个原因在所有的复理石岩层內都被发现，这种岩系除去具有沉积韻律以外总是以巨大厚度和不含化石为特征。根据这种原因很可能同缺乏化石相联系被 A. Д. 阿尔汉格尔斯基(Архангельский)划归为“深水”沉积的(Чокракский)属。

……研究了碎屑和石灰岩剖面不同以后，現在來談它們联系的部份，这种联系使我們能够对比和研究他們，这种联系就是在巨大厚度的碎屑岩系內偶而含有石灰岩夹层，夹层是紡錘虫灰岩含有各种化石的大动物碎屑灰岩。在两个类型內都发现有共同的种，无论是在烏菲姆高原或者是在碎屑岩系的石灰岩夾层內，特別是当着一些种能够对比出夹层的地层位置，并且沒有見到有把較老地层內的化石重新沉积的特点，这种特性常常見于石灰岩相內。在碎屑岩系的剖面內每一个石灰岩的夹层都是有規律的出現。但是这些石灰岩的組織特性使得能够看出携带有化石的底流和其他盆地地段所带来的特性：(1)岩石中含有很少流动的石灰岩砾石其大小从几个毫米到三个厘米，(2)所含化石多系碎屑其大小自底层向頂层逐漸縮小，同时岩石的碎屑也在減少。在这里产生矛盾：从一方面化石曾經經過搬运，但在另一方面我們發現正确的地层位

置以及正常的生物羣特性，这种生物羣的特性是和烏菲姆高原完全一样的。并没有任何曾經居住在不同岩相的化石混入其中，如果有混入其中的化石在堆藏过程将是属于腕足动物-苔蘚虫-紡錘虫生物羣以外的类型。然而在这里并未遇到。

我們認為这个明显的矛盾解释是在第三个碎屑岩系內广泛的堆藏的条件下所形成的原因。我們曾觀察到被破坏的，被移动的和被重新沉积的各种菊石的种，同时在这一露头的其他部份也曾經觀察到保存非常好的这些菊石的种，換句話說，在水的強烈循环的条件下（底流和波浪）生活在这种环境內的生物化石，并在极短期間內在其生活着的区域內被破坏，被移动被翻滾，被重新沉积的生物化石的堆积是由生活在当地或者是附近的生物化石所組成。

很明显石灰岩夹层的組成是与卡拉山地壳上升时期相符合的，在研究区内构造运动形成了水文条件的变化（可能是減弱），強烈的海流带来了在海平面以下由上升运动所形成的碎屑物质，并沒有給予較細物质沉积的可能性。在这种有利的条件下（坚硬的海底，沉积速度的不大）开始繁育着各种底棲动物。对生活着的动物水的活动性只有好处；根据 Е. Гурьянлва, И. 札克 (Заке) 和 П. 烏达科夫(Утаков) (1930) 的意見，当底流速度增加 2—3 倍是以移动石灰岩中的巨砾时，则对生物羣的繁育是适合的，但是散布在海底上的生物遺壳在海水的強烈移动地带将会遭到破坏和轉移（原为平静的水經強烈的水流推動則生物遺壳是会遭到搬运的）。

……这样正常的腕足动物-苔蘚虫-紡錘虫生物羣有規律的出現在石灰岩夹层內，其解釋是这些夹层表現了岩石沉积条件的改变时期以及对底棲动物有利的生态环境的到来，其中也包括了这个时期內碎屑物质带来的硉度的減少。

……相反，在石灰岩发育的地区內居首要地位的是腕足类，紡錘虫和苔蘚虫，而头足类几乎絕跡。

……其次，碎屑沉积的特征是其中所遇到的化石基本上是菊石，而菊石的分布往往是和碎屑沉积相联系的，基于上述的关系，我們可以从生物羣的观点上把研究区内碎屑沉积命名为菊石相的

沉积。在同样的意义上亦应把石灰岩称为腕足动物-苔藓虫-纺锤虫相,或者为了简便起见称为腕足动物相。

极有趣的是菊石和腕足动物相在盆地内的分布情况,在烏菲姆高原(Амфитеатр)上首先分布的是介于海岸(年轻的烏拉尔山脉)同沿着烏菲姆高原东部的延伸的礁带,生活过繁荣的腕足动物和苔藓虫。西姆向斜曾经是往各方面被高地围绕的海湾,其间都被菊石相占据,因此含菊石的砂泥质沉积占据了靠近海岸的凹陷,而腕足动物-苔藓虫-纺锤虫灰岩却形成于距岸较远的海洋内或者岛屿附近并组成碳酸质岩石。

……我們所描述的生物羣类型甚至它們在盆地內的分布,在不同的年代和不同地区的沉积物內都曾經重复出現过,例如在澳大利亚西部沿着費茲拉(Фицра)河盆地东北边缘部份的上泥盆系的沉积內可看到海葵(Гидроастиноидные)的礁体(按澳大利亚地質学家称为“泥盆紀大环礁”),围绕着环礁带和在其中发育了丰富的腕足动物,珊瑚等等,从环礁带向东可看到寬广的砂泥质沉积带,其中的化石羣几乎只是由菊石和鸚鵡螺組成,再向东粗大的近岸的砾岩标誌出升起的陆地的海岸線(Teichert, 1943)。在石灰岩礁体内很少遇到菊石化石。正如所看到的与烏菲姆高原二迭系类似的生物羣的成份和它們的分布亦表現在 Кедецко-Сандомирский 山脊,在这里我們可看到类似情景(Соболев, 1909)礁体灰岩具有丰富的多样性的化石羣(腕足动物相),具鸚鵡螺的陆屑沉积及海岸,其中含有居住在有菊石和鸚鵡螺类的淤泥带內的碎屑物质(可能是 Азово-Годольский 地块)。

上述各种情况下生物羣类的重复和它們在区域上分布的一致性,表現着相似的地質环境或更正确的認識大地构造环境的重现,这些环境决定着盆地的特性。菊石始終是盘据在与上升的或被強烈侵蝕的陆地相邻的凹陷区内,这些地区承受下携入的大量碎屑材料,距岸稍远在凹陷的边缘发育着礁体以及与其全部共生的丰富的底棲动物。

……可以指出菊石同一定类型的岩石的有一定关系以及同盆

地內一定地段的关系總結為 (1) 菊石曾适应于相当狹隘有限的生存环境并未曾远游；(2)死后壳水的搬运是稀有的現象，在菊石的分布上也并不起什么主要作用。这和我們常常会在头足动物生存环境以外所組成的沉积物內发现它們是相反的。

中科院植物所图书馆



S0004071

昆

1479436

58.316083
526.

古生态学参考资料

朱启庆 60.2.1 还

昆

58.316083
526

1479436

注 意

- 1 借書到期請即送還。
- 2 請勿在書上批改圈點，
折角。
- 3 借去圖書如有污損遺失
等情形須照價賠償。

生物与环境

H. H. 雅可甫列夫

本书收集苏联科学院通訊院士、名古生物学家 H. H. 雅可甫列夫 50 多年来发表的有关古生态学的文章，共 17 篇，包括腕足动物、四射珊瑚及海百合等的生态問題，而海百合方面的研究占了一半以上的篇幅。

定价：0.85 元

*

*

*

生物礁

A. I. 拉維科维奇著 邹介正譯

本书系統地介紹远自古生代迄至現代各个不同地質时期生物礁形成过程、类型和它的演变，并且敍述造礁生物和喜礁生物的种类、构造、生活习性等情况，二者之間的相互关系。

定价：0.90 元

统一书号：13031·1

定 价： 0.98